

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Microbiología



TESIS DOCTORAL

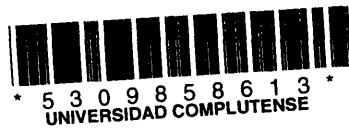
**Estudio ecológico de las poblaciones de ciliados de diferentes
biotopos : los ciliados heterótricos**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Gregorio Fernández Leborans

Madrid, 2015

Gregorio María Fernández Leborans



X-02-010242-6

ESTUDIO ECOLOGICO DE LAS POBLACIONES DE CILIADOS
DE DIFERENTES BIOTOPOS. LOS CILIADOS HETEROTRICOS

Departamento de Microbiología
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid
1982



BIBLIOTECA

Colección Tesis Doctorales. Nº 104/82

© Gregorio María Fernández Leborans
Edita e imprime la Editorial de la Universidad
Complutense de Madrid. Servicio de Reprografía
Noviciado, 3 Madrid-8
Madrid, 1981
Xerox 9200 XB 480
Depósito Legal: M-6237-1982

I N D I C E:

MATERIALES Y METODOS

Métodos ecológicos , 2

Metodos citológicos , 3

PARTE I. ESTUDIO ECOLOGICO DE LAS POBLACIONES DE CILIADOS

DEL EMBALSE DE SANTILLANA (MANZANARES EL REAL, MA
DRID).

INTRODUCCION , 9

ESPECIES DE CILIADOS , 15

CLASIFICACION SISTEMATICA DE LAS ESPECIES DE CILIA
DOS , 18

EXPLICACION DE LOS RESULTADOS. DINAMICA DE POBLACIO
NES , 23

CARACTERIZACION BIOLOGICA DE LA CALIDAD DEL AGUA , 26

CONCLUSIONES , 29

PARTE II. LOS CILIADOS HETEROTRICOS

INTRODUCCION , 31

SISTEMATICA DE LOS CILIADOS HETEROTRICOS , 34

LA FAMILIA Spirostomidae , 40

EL GENERO Spirostomum , 42

La morfología de Spirostomum ambiguum EH-
RENBERG 1833 , 46

La morfología de Spirostomum teres CLAPA-
REDE Y LACHMANN 1853 , 50

EL GENERO Blepharisma , 52

La morfología de Blepharisma undulans STEIN
1863 , 55

La morfología de Blepharisma americanum SU
ZUKI 1954 , 60

Datos sobre la morfogénesis de <u>Blepharisma</u> <u>americanum</u> ,	64
La morfología de <u>Blepharisma galianoi</u> FFR NANDEZ-LIBOPANS 1972 ,	66
Datos sobre la morfogénesis de <u>Blepharis-</u> <u>ma galianoi</u> ,	68
La morfología de <u>Blepharisma castellanum</u> <u>sp. nov.</u> ,	70
LA FAMILIA <u>Metopidae</u> ,	74
EL GÉNERO <u>Metopus</u> ,	77
La morfología de <u>Metopus es</u> KAPL 1932 ,	80
La morfología de <u>Metopus striatus</u> Mc MURRICH 1884 ,	82
LA FAMILIA <u>Stentoridae</u> ,	85
EL GÉNERO <u>Stentor</u> ,	87
<u>Stentor coeruleus</u> EHRENBURG 1830:	
Morfología general ,	90
Las fibras de la superficie somática ,	95
Las fibras de la superficie oral ,	97
Conclusiones ,	99
Morfogénesis ,	101
LA FAMILIA <u>Caenomorphidae</u> ,	107
EL GÉNERO <u>Caenomorpha</u>	
La morfología de <u>Caenomorpha medusula</u> PERTY 1852. Conclusiones ,	109
CONCLUSIONES ,	116

BIBLIOGRAFIA , 122

ABREVIATURAS UTILIZADAS , 139

EXPLICACION DE LAS FIGURAS , 142

FIGURAS , 153

MATERIALES Y MÉTODOS

MATERIALES Y METODOS

Métodos ecológicos.-

Las muestras han sido recogidas dos veces por semana, durante un año.

Los factores físico-químicos considerados son los típicos en esta clase de trabajo (pH, temperatura, oxígeno disuelto, saturación de oxígeno, DBO: demanda biológica de oxígeno, sílice, calcio, magnesio, amoníaco, nitrato, nitritos, sulfuro de hidrógeno y sustancias en suspensión). Estos factores se han medido según las técnicas clásicas (Standard Methods, Water and Wastewater, 1965; Schwoerbel, 1975).

Para hallar el número de individuos de cada especie en las muestras, en unos casos se han contado directamente en el microscopio estereoscópico y en otros casos se han realizado diluciones, cuando la densidad de ejemplares era grande.

Para estudiar la calidad del agua, se han ensayado diversos métodos de caracterización biológica y hemos escogido, de entre ellos, el método de Zelinka y Marvan (1961), que permite no sólo dar una idea clara de la distribución de las especies de ciliados en las distintas condiciones sapróbicas, sino que, además con este método se deduce el grado de saprobiedad de la zona de agua estudiada y contribuye a mostrar las especies de ciliados que son "indicadoras" de contaminación.

Métodos citológicos.-

Para estudiar las especies de ciliados y facilitar su determinación, se han realizado cultivos. A partir de algunos de estos cultivos y para determinadas especies se han realizado cultivos clonales. Los medios de cultivo más comunmente utilizados han sido:

- 1) MEDIO DE TRIGO: se hierven 50 granos de trigo en un litro de agua destilada durante cinco minutos. Se filtra y se deja pasar un día antes de utilizarlo.
- 2) EXTRACTO DE CARNE: se emplea 0,125 g por cada 500 ml de agua destilada. Se ajusta el pH a 7,2, se reparte en tubos de ensayo y se esteriliza.
- 3) MEDIO DE HENO: se hierven tres granos de heno en 500ml de agua destilada durante cinco minutos.
- 4) MEDIO DE LECHUGA: a un litro de agua destilada hirviendo se le añade 1,5 g. de lechuga deshidratada en polvo y 1,5 g. de carbonato cálcico; se deja cinco minutos, se filtra y se distribuye en matraces de 300 ml.
- 5) MEDIO DE LEVADURA: se disuelven 0,2 g. de extracto de levadura en un litro de agua destilada.
- 6) MEDIO DE EXTRACTO DE SUELO: se hace una solución madre de suelo echando 100 g. de tierra en 500 ml de agua destilada.

La mezcla se esteriliza en autoclave dos horas a 130 °C.

El medio se hace de la siguiente forma:

Solución madre de tierra.....	50 ml
Aqua destilada y desionizada.....	1 l.
Nitrato sódico 0,4%.....	4 ml
Fosfato sódico 0,03%.....	1 ml

Se esteriliza durante 30 minutos a 120 °C.

7) MEDIO PARA Stentor: obtenido según las observaciones de Tartar (1950). En un recipiente de 100-150 ml se echan 50-80 ml de agua filtrada de charca, se coloca en el agua una pequeña cantidad de fibra de vidrio que sirva de soporte al ciliado; se añaden 3-5 gotas de leche descremada y 2-3 granos de trigo. A este medio se llevan 15-20 ejemplares del ciliado y se tapa el recipiente dejando un orificio para aireación.

Para identificar las diferentes especies de ciliados, en unos casos ha sido suficiente con la observación en vivo, al microscopio estereoscópico. En otros casos ha sido necesario utilizar colorantes vitales (rojo neutro 0,05%, azul de metileno 0,01%).

Con objeto de estudiar detenidamente las estructuras morfológicas de los ciliados y especialmente las de los heterotricos, se han empleado diversos métodos, desde los más sencillos, como la tinción con Nigrosina al 3% y la hematoxilina de Delafield, hasta los dos métodos más generalmente utilizados: a) método del Protargol (Dragesco, 1962; Tuffrau, 1967); b) método del carbonato de plata amoniacal piridinado (Fernández-Galiano, 1966,1976).

a) Tuve la ocasión de conocer y emplear este método durante mi estancia en 1978, en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Paris-Sud, donde estuve trabajando bajo la dirección del doctor M. Tuffrau, principal actualizador de esta técnica. Su empleo se realiza del siguiente modo:

1) Se fijan los ejemplares con Bouin-Allen (Bouin con 1%

de urea) o con sublimado acético, Champy, etc. 1:1
muestra-fijador. 5-10 minutos,

- 2) Se lava con agua destilada hasta que desaparece el color amarillo del Bouin, cuando se emplea este fijador.
 - 3) Se aclara con hipoclorito sódico 10%, echando una gota o dos sobre los jemplares, hasta que estos se hacen transparentes.
 - 4) Se lava con agua destilada.
 - 5) Se aíslan los ejemplares con una pineta Pasteur y se colocan sobre un portaobjetos y se añade la misma cantidad de albúmina glicerínada de Meyer. Se elimina todo el líquido posible.
 - 6) Se coagula en el calor suave (45 °C) o en el desecador.
 - 7) Se echa sobre la albúmina unas gotas de alcohol-formol (8/2) y se deja evaporar sin llegar a desecación completa. Se introduce la preparación en alcohol 95°, donde se puede conservar bastante tiempo.
 - 8) Se rehidrata cinco minutos con agua destilada.
 - 9) Se impregna con proteinato de plata 2%, que se disuelve echando suavemente el proteinato de plata en la superficie del agua, bien extendido, sin agitar y se disuelve lentamente. Se puede calentar entre 40 y 50°C para favorecer la dilución, pero siempre sin agitar.
- Impregnación: 45-50°C..... 1 hora
 60°C..... 45 minutos
- 10) Se lava con agua destilada.
 - 11) Se desarrolla la imagen en revelador, que puede ser uno de los dos siguientes: I) hidroquinona al 1% en sulfito sódico al 5%; II) en 1 litro: ácido bórico 14 g., sulfa-

to de sodio anhidro 20 g., hidroquinona 3 g., acetona 150 ml. Los ciliados se colorean de marron o pardo.

- 12) Se lava con agua destilada.
- 13) Se colocan los portaobjetos en solución de cloruro de oro 1%. Se colorean de gris. Este paso ha de realizarse rápidamente.
- 14) Lavado abundante con agua destilada.
- 15) Se colocan los ejemplares en una solución de ácido oxálico al 2% durante 5-20 minutos. Color púrpura.
- 16) Lavado abundante con agua destilada.
- 17) Se pasa a una solución de tiosulfato sódico 5%, 2-5 minutos si la imagen es clara, 1 hora si es intensa.
- 18) Se lava con agua destilada.
- 19) Alcohol 95°, alcohol 100°, Xilol, Bálsamo.

Si el ciliado se presenta bien impregnado despues del paso por el revelador, puede no utilizarse el cloruro de oro, ni el ácido oxálico y se fija directamente con el hiosulfito sódico y luego se pasa a alcohol.

b) Método del carbonato de plata amoniacal piridinado (Fernández-Galiano 1966,1976). Este método ha sido utilizado de forma general con todas las especies estudiadas. Se emplea de la siguiente forma:

- 1) 5 ml de muestra o de un cultivo de ciliados se colocan en un pocillo y se añaden tres gotas de formol puro.
- 2) Después de 2-3 minutos, tiempo suficiente para que se realice la fijación, se añaden 10 gotas de piridina. Se agita el pocillo.
- 3) Se añaden 2,5-3 ml de carbonato de plata amoniacal que se prepara de la forma siguiente: 50 ml de nitrato de plata al 10%, 150 ml de carbonato sódico al 5%; ambas soluciones se mezclan y se añade hidróxido amonico, gota a gota hasta que el conjunto se vuelve transparente y no queden prácticamente residuos sin disolver en el fondo. A esta solución se añaden 550 ml de agua destilada.
- 4) Se echan 15-20 gotas de neptona al 4%.
- 5) Se agregan 20 ml de agua destilada. El conjunto se calienta al baño María, a 60-63°C hasta que el conjunto toma un color cognac. El proceso de coloración de los ejemplares se puede seguir observando el contenido del pocillo, de vez en cuando, al microscopio estereoscópico. El tiempo de impregnación de los ejemplares varía según el tipo de ciliado (30-45 minutos para Stentor, 3-5 minutos para Paramecium).
- 6) Se detiene y se fija la impregnación, añadiendo hiposulfito sódico al 5%. Si el color resulta muy oscuro se puede lavar con agua destilada.

Ambos métodos muestran claramente la infraciliación y los componentes nucleares. Sin embargo, el método del Protargol es más selectivo para estructuras infraciliares como los microtúbulos postciliares y las fibras transversas, mientras que el método de Fernández-Galiano (1976) impregna más claramente los cinetodesmos y todo tipo de estructuras fibrilares proteicas, se encuentren o no dependiendo directamente de la infraciliación. Además este último método es más rápido y puede ser utilizado directamente sobre las muestras; de esta forma permite la clasificación inmediata de los ejemplares recogidos.

A partir de las preparaciones obtenidas con los métodos descritos, se han realizado microfotografías con ayuda de un fotomicroscopio Nikon Apophot M-35 A y de un fotomicroscopio Carl Zeiss Jena NfpK2. Dichas microfotografías ilustran esta tesis.

PARTE I. ESTUDIO ECOLOGICO DE LAS POBLACIONES DE CILIA-
DOS DEL EMBALSE DE SANTILLANA (MANZANARES EL
REAL, MADRID).

INTRODUCCION

PARTE I

INTRODUCCION

La realización de estudios sobre ecología de protozoos ciliados apenas se ha llevado a cabo en España. Existen tres inconvenientes principales, que derivan de la propia biología de estos organismos:

- 1) La dificultad de conseguir una identificación taxonómica exacta, a nivel de especie y aún de género.
- 2) La dificultad de obtener conclusiones claras a partir de las relaciones entre variaciones de factores físico-químicos y de sustrato y variaciones de factores bióticos y de población.
- 3) La dificultad de encontrar las características ecológicas de las especies que puedan utilizarse como indicadoras de cambios ambientales y su importante aplicación a estudios de polución.

Además de los numerosos trabajos citados en la Bibliografía, los de Fauré-Fremiet (1950,1961,1967), Fenchel (1967, 1968,1969) y Borror (1963), son los que más concretamente se refieren a los Ciliados, aunque de agua salada. Sin embargo, los métodos empleados por dichos autores han sido básicos para otros trabajos posteriores como los de Elliot (1975) y Bick (1968,1972). En cuanto a Ciliados de agua dulce, destacan los trabajos de Bamforth (1963,1965), Dingfelder (1962), Grolière (1973,1977,1978), Dragesco (1966,1973), López Ochoterena (1965), Detcheva (1971-72,1974-75) y Njiné (1978).

Como señala Corliss (1973), las formas de Protozoos se caracterizan por su alta adaptabilidad, su zonación, su rápida formación de generaciones y su número. Existen importantes factores que influyen sobre el número, diversidad y distribución de la mayoría de los miembros de vida libre del phylum Protozoa. Entre estos factores se encuentran (Noland y Gojdics, 1967), la presencia de aguas con temperatura entre 0 y 52°C, la cantidad de oxígeno disuelto, salinidad, pH y la variación de fuentes esenciales de alimento.

Muchos protozoos de lagos son cosmopolitas en su distribución, ya que pueden ser transportados al azar fácil mente, sobre todo en estado de enquistamiento, y esta es probablemente la razón de su distribución continua por todo el mundo. Las migraciones y los movimientos diurnos pueden servir para la introducción de nuevas especies, e incluso pueden alterar el total de luz medible y el medio químico (Ramforth, 1965).

Aunque los protozoos pueden dispersarse al azar, su distribución no es a la ventura, sino según microhábitats. La entrada en un microhábitat esta influida por varios parámetros físico-químicos, la naturaleza física del microhábitat y las condiciones bióticas especiales. No todas las especies se desarrollan igual en un microhábitat. La abundancia diferencial de especies, refleja su biología individual (reacciones fisiológicas a factores ambientales, ciclo de vida, morfología). Las reacciones fisiológicas incluyen respuestas a la desecación, a límites de contenido soluble, bacterias, otros protozoos, anhídrido carbónico, anoxia y sulfuro

de hidrógeno. El ciclo de vida implica etapas metabólicas y de reproducción y estados latentes (enquistamiento). La morfología implica aparatos de ingestión y sistemas de locomoción. Todos estos factores interactúan entre organismos competidores, depredadores y simbioses. Por ejemplo, la amplia distribución de Euplotes eurystomus (ciliado hipotrico), se explica por su tolerancia a bajos niveles de oxígeno y aguas salobres, por sus diversas opciones locomotoras y por su potente aparato ciliar alimentario.

En estudios de Ciliados, se muestra que los factores bióticos para cada especie, están determinados por la interpretación de su ecología (Bamforth, 1965).

Diversos protozoos intervienen en la descomposición de materia orgánica. Fragmentos de detritus son englobados por varios Ciliados y amebas, así como por algunos flagelados y, en general, existen protozoos que pueden utilizar materia orgánica dispersa como fuente de energía y como materia prima para su metabolismo. Estos organismos compiten con las bacterias, hongos y otros seres vivos por el contenido de materia orgánica muerta. Muchos protozoos consumen bacterias y, de esta forma, devuelven parte de energía procedente de los grupos descomponedores en los altos niveles tróficos de la cadena alimentaria, así como los protozoos son tomados por otros animales. Los organismos que consumen bacterias tienen una importancia particular en el suelo y en las aguas polucionadas. Estos protozoos tienen un papel significativo en los ciclos alimentarios.

Ciliados amebas y flagelados se alimentan de mu-

chas plantas pequeñas. El alimento de Ciliados de vida libre incluye diatomeas y algas cocoides, así como flagelados. Algunas amebas y ciliados pueden ingerir algas filamentosas, sobre todo filamentos de algas verdeazuladas, fácilmente fragmentables (Sleigh 1973).

Las especies de organismos que se encuentran en hábitats de agua dulce, varían de acuerdo con la cantidad de materia orgánica presente, con la variación de la concentración de oxígeno, calcio, nitrato, fosfato y también según el pH. El agua con un contenido orgánico alto se llama polisapróbica; aguas con contenido orgánico medio y bajo se llaman mesosapróbicas y oligosapróbicas respectivamente y las aguas muy puras se describen como cataróbicas (Kolkwitz y Marsson, 1969). Las aguas con cualquiera de estos tipos de contenido orgánico se llaman eutróficas, mientras que oligotróficas son aquellas en las que hay muy bajos niveles de materia orgánica muerta. Un gran número de protozoos existen en condiciones polisapróbicas, pero hay pocas especies, sobre todo bacterias y sus consumidores, tolerando niveles muy bajos de concentración de oxígeno, como los flagelados Oikomonas mutabilis y Bodo spp., los ciliados Paramecium putrinum y Vorticella microstoma; formas que toleran niveles altos de dióxido de carbono, como Polytoma uvella y pequeñas formas fotosintéticas tipo Euglena. En condiciones mesosapróbicas con más contenido orgánico se encuentran más tipos de protozoos, como flagelados pigmentados tipo Chlamydomonas y Cryptomonas, flagelados sin color como Chilomonas, Anthophysa y Peranema, ciliados tipo Colpidium,

Carchesium, Vorticella spp., Stentor, Euplotes y Aspidisca, heliozoos Actinophrys y Actinosphaerium y amebas como el testáceo Arcella. En condiciones oligosapróbicas predominan las formas fotosintéticas, incluyendo flagelados como Dinobryon, Gonium, Volvox y Ceratium, acompañados por una fauna de ciliados y amebas esparcida que son, sobre todo, herbívoros y comedores de detritus.

Es interesante encontrar especies indicadoras de las condiciones físico-químicas del agua; estos organismos indicadores se han hallado en otros grupos, especialmente de plantas y su hallazgo entre los ciliados puede tener importancia, en cuanto al diagnóstico cualitativo y cuantitativo de la contaminación de las masas de agua. En este sentido hay que destacar el trabajo de Bick (1972), con referencias precisas a la importancia ecológica y como indicadores, de los ciliados.

Durante el año 1977 se han recolectado muestras de agua de distintas zonas de la provincia de Madrid. De los diferentes lugares analizados, el que presentaba mayor variedad de especies era el correspondiente al embalse de Santillana (Manzanares El Real, Madrid). Por ello, durante el año 1978, se han analizado y recolectado periódicamente muestras de este embalse, con el objeto de estudiar las poblaciones de ciliados, las condiciones del agua a lo largo de un año, la caracterización biológica de la calidad del agua y las especies indicadoras de las diferentes zonas sapróbicas y por tanto, de los diferentes niveles de contaminación.

ESPECIES DE CILIADOS

ESPECIES DE CILIADOS

A lo largo del periodo de tiempo (un año) en que hemos recoigido muestras, se han encontrado las siguientes especies de ciliados:

- 1) Holophrya sp.
- 2) Prorodon ovum
- 3) Prorodon teres
- 4) Lacrymaria sp.
- 5) Spathidium sp.
- 6) Litonotus sp.
- 7) Chilodonella cucullulus
- 8) Nassula sp.
- 9) Colpidium camoylum
- 10) Colpidium colpoda
- 11) Paramecium caudatum
- 12) Paramecium bursaria
- 13) Frontonia depressa
- 14) Frontonia acuminata
- 15) Urocentrum turbo
- 16) Lembaion sp.
- 17) Vorticella microstoma
- 18) Campanella umbellaria
- 19) Blepharisma undulans
- 20) Blepharisma americanum
- 21) Blepharisma galianoi
- 22) Spirostomum ambiguum
- 23) Spirostomum teres
- 24) Metopus es

- 25) Metopus striatus
- 26) Stentor coeruleus
- 27) Stentor roeseli
- 28) Bursaria truncatella
- 29) Caenomorpha medusula
- 30) Eoalxella mirabilis
- 31) Halteria grandinella
- 32) Euplotes patella

CLASIFICACION SISTEMATICA DE LAS ESPECIES DE CILIADOS

CLASIFICACION SISTEMATICA DE LAS ESPECIES DE CILIADOS

Según Corliss (1970):

Phylum CILIOPHORA DOFLEIN 1901

Clase KINETOPRAGMOPHORA DE PUYTORAC Y COL. 1974

Subclase Gymnostomata BUTSCHLI 1889

Orden PRIMOCILIATIDA CORLISS 1974

Suborden Prostomatina SCHEWIAKOFF 1896

Fam. HOLOPHRYIDAE PERTY 1852

Gen. Holophrva EHRENBERG 1831 (1)

Suborden Prorodontina CORLISS 1974

Fam. PRORODONTIDAE KENT 1891

Gen. Prorodon EHRENBERG 1833Prorodon ovum KAHL 1935 (2)Prorodon teres ehrenberg 1838 (3)

Orden HAPTORIDA CORLISS 1974

Fam. ENCHELYIDAE EHRENBERG 1838

Gen. Lacrymaria BORY 1826 (4)

Fam. SPATHIDIIDAE KAHL DE DOFLEIN y R. 1930

Gen. Spathidium DUJARDIN 1841 (5)

Orden PLEUROSTOMATIDA SCHEWIAKOFF 1896

Fam. AMPHILEPTIDAE BUTSCHLI 1889

Gen. Litonotus WRZESNIEWSKI 1870 (6)

Orden CYRTOPHORIDA FAURE-FREMIET Y CORLISS 1956

Suborden CHILAMIDODONTINA DEROUX 1976

Fam. CHILODONELLIDAE DEROUX 1970

Gen. Chilodonella STRAND 1928Chilodonella cucullulus O.F. MULLER 1786

(Trithiomostoma cucullulus JANKOWSKI 1967) (7)

Orden NASSULIDA JANKOWSKI 1967

Suborden Nassulina JANKOWSKI 1967

Fam. NASSULIDAE DE FROMENTEL 1874

Gen. Nassula EHRENBURG 1833 (8)

Clase OLIGOHYMENOPHORA DE PUVTORAC Y COL. 1974

Subclase Hymenostomata DELAGE Y HEROUARD 1896

Orden HYMENOSTOMATIDA DELAGE Y HEROUARD 1896

Suborden TETRAHYMENINA FAURE-FREMIET Y CORLISS 1956

Fam. ~~TETRAHYMENIDAE~~ CORLISS 1952

Gen. Colpidium STEIN 1860

Colpidium campylum BRESSLAU 1922 (9)

Colpidium colpoda STEIN 1860 (10)

Suborden PENICULINA FAURE-FREMIET Y CORLISS 1956

Fam. PARAMECIDAE DUJARDIN 1840

Gen. Paramecium O.F. MULLER 1773

Paramecium caudatum EHRENBURG 1838 (11)

Paramecium bursaria FOCKE 1836 (12)

Fam. FRONTONIIDAE KAHL 1926

Gen. Frontonia EHRENBURG 1838

Frontonia depressa STOKES 1896 (13)

Frontonia acuminata EHRENBURG 1833 (14)

Fam. UROCENTRIDAE CLAPAREDE Y LACHMANN 1858

Gen. Urocentrum NITZSCH 1827

Urocentrum turbo O.F. MULLER 1786 (15)

Fam. LEMBADIONIDAE JANKOWSKI 1970

Gen. Lembadion PERTY 1849 (16)

Subclase PERITRICHIDA STEIN 1859

Orden PERITRICHIDA STEIN 1859

Suborden Sessilina KAHL 1933

Fam. VORTICELLIDAE EHRENBERG 1838

Gen. Vorticella LINNEO 1767

Vorticella microstoma EHRENBERG 1838 (17)

Fam. EPISTYLIDIDAE KAHL 1933

Gen. Campanella GOLDFUSS 1820

Campanella umbellaria LINNEO 1767 (18)

Clase POLYHYMENOPHORA JANKOWSKI 1967

Subclase Spirotricha BUTSCHLI 1880

Orden HETEROTRICHIDA STEIN 1959

Suborden Heterotrichina STEIN 1959

Fam. SPIROSTOMIDAE STEIN 1967

Gen. Blepharisma DEERTY 1949

Blepharisma undulans STEIN 1968 (19)

Blepharisma americanum SUZUKI 1954 (20)

Blepharisma galianoi FERNANDEZ-LEBORANS 1979

(21)

Gen. Spirostomum EHRENBERG 1833

Spirostomum ambiguum EHRENBERG 1838 (22)

Spirostomum teres CLAPAREDE y LACHMANN 1859

(23)

Fam. METOPIDAE KAHL 1927

Gen. Metopus CLAPAREDE y LACHMANN 1859

Metopus es KAHL 1932 (24)

Metopus striatus Mc MURRICH 1984 (25)

Fam. STENTOPIDAE CARUS 1863

Gen. Stentor OKEN 1815

Stentor coeruleus EHRENBERG 1830 (26)

Stentor roeseli EHRENBERG 1835 (27)

Fam. BURSARIIDAE PERTY 1852

Gen. Bursaria O.F. MULLER 1773 *

Bursaria truncatella O.F. MULLER 1786 (28)

Suborden ARMOPHORINA JANKOWSKI 1964

Fam. CAENOMORPHIDAE ROCHE 1913

Gen. Caenomorpha PERTY 1952

Caenomorpha medusula PERTY 1852 (29)

Orden ODONTOSTOMATIDA SAWAYA 1940

Fam. EPALXELLIDAE CORLISS 1960

Gen. Epalxella (Epalxis) CORLISS 1960

Epalxis mirabilis ROUX 1901 (30)

Orden OLIGOTRICHIDA BUTSCHLI 1897

Suborden Oligotrichina BUTSCHLI 1897

Fam. HALTERIIDAE CLAPAREDE Y LACHMANN 1858

Gen. Halteria DUJARDIN 1841

Halteria grandinella O.F. MULLER 1786 (31)

Orden HYPOTRICHIDA STEIN 1859

Suborden Sporadotrichina FAURE-FREMIET 1961

Fam. EUPLOTIDAE EHRENBERG 1838

Gen. Euplotes EHRENBERG 1830

Euplotes patella EHRENBERG 1833 (32)

* Hay que destacar que el Dr. Fernández-Galiano (1979) ha incluido Bursaria truncatella en la subclase VESTIBULIFERA creando un nuevo orden: BURSARIOMORPHIDA.

EXPLICACION DE LOS RESULTADOS. DINAMICA DE POBLACIONES.
CARACTERIZACION BIOLOGICA DE LA CALIDAD DEL AGUA.

EXPLICACION DE LOS RESULTADOS

Tanto para el estudio de la dinámica de poblaciones, como para el análisis de la calidad del agua, nos hemos basado en los datos que proceden de las muestras recogidas y los hemos comparado con los datos aportados por varios autores (Dingfelder, 1962; Sladeczek, 1969; Detcheva 1971-71, 1975; Bick, 1972; Grolière-Njiné, 1973; Grolière, 1977,78; Njiné, 1978).

DINAMICA DE POBLACIONES

En las gráficas I y II se observa la variación de las poblaciones de ciliados a lo largo del año, considerando a cada especie separadamente.

Se observa que hay dos grupos de especies que tienen, cada uno, su máximo desarrollo en una época diferente del año. Uno de estos dos grupos tiene mayor desarrollo en primavera-verano e incluye los siguientes ciliados: Chilodonella cucullulus (18 individuos/10 ml en marzo), Holophrya sp. (20 ind./10 ml en mayo), Prorodon ovum v Prorodon teres (120 ind./10 ml y 98 ind./10 ml respectivamente en julio), Bursaria truncatella (14 ind./10 ml en junio), Stentor coeruleus (20 ind./10 ml en abril), Stentor roeseli (12 ind./10 ml en mayo), Blepharisma americanum (dos máximos de alrededor de 30 ind./10ml, uno en mayo y otro a finales de junio), Campanella umbellaria, Frontonia depressa, Frontonia acuminata v Halteria grandinella (116 ind./ 10 ml en mayo).

El otro grupo de especies tiene su máximo desarrollo en

otoño; entre las especies que incluye se encuentran: Colpidium campylum v C. colpoda (87 ind./10 ml en noviembre el primero v 68 ind./10 ml en octubre el segundo), Litonotus sp., Spathidium sp., Spirostomum ambiguum (85 ind./ 10 ml en octubre), Metopus es (34 ind./10 ml en octubre), Metopus striatus, Caenomorphamedusula (65 ind./10 ml en noviembre) v Epalxella mirabilis (34 ind./10 ml en octubre).

Existen especies que muestran máximos de desarrollo en las dos épocas anteriormente mencionadas; en general, estos dos máximos no son muy diferentes; es el caso de Paramecium caudatum v P. bursaria, Spirostomum teres (con dos máximos uno en mayo v otro en octubre) v Lembadion sp. (con un máximo en mayo y otro en septiembre-octubre).

En la gráfica III se observa la variación del conjunto de las poblaciones de ciliados a lo largo del año. De acuerdo con las gráficas de las especies consideradas separadamente (I,II), existen dos máximos, uno en julio v otro en octubre con predominio de las especies que tienen su mayor desarrollo en primavera, en cuanto a número de individuos por ml.

CARACTERIZACION BIOLOGICA DE LA CALIDAD DEL AGUA

Hemos empleado el método de Zelinka y Marvan (1961), determinando la distribución de cada especie en cinco clases de saprobiedad (cuatro del sistema clásico: polisapróbica (p), α -mesosapróbica (α), β -mesosapróbica (β), oligosapróbica (o) y una más añadida por Zelinka y Marvan, la xenosapróbica (x), que corresponde a aguas totalmente limpias).

Utilizando los datos procedentes de las valoraciones físico-químicas realizadas, los datos procedentes de otros estudios ecológicos y las tablas de clasificación publicadas (Sladecek, 1969; Bick, 1972), hemos obtenido las gráficas IV y V, en las cuales se distribuye a cada especie en las diferentes clases de saporiedad, dando un valor en cada clase, de tal manera que la suma de los valores de todas las clases sea siempre 10. Estas "valencias sapróbicas" de cada clase, cuya suma es 10, se obtienen teniendo en cuenta: los límites físico-químicos y bióticos de cada clase, las mediciones físico-químicas y bióticas obtenidas de las muestras y las tablas de valores para las mismas especies dadas por otros autores (Sladecek 1969; Zelinka y Marvan 1961; Bick 1972). De acuerdo con esta distribución se da a cada especie un "valor indicador", g, entre 1 y 5. Las especies que se hallan en un grado de saporiedad, tienen un valor indicador mayor que las especies que se distribuyen más profusamente.

En las gráficas VI y VII hemos añadido la frecuencia o abundancia de cada especie (h) a partir del número de individuos encontrados en las muestras (N°ejemplares / 10 ml de muestra);

este número se multiplica por la valencia sapróbica de la especie en cada grado sapróbico y por su valor indicador. Así se obtiene, por ejemplo, para la zona x, el valor x.h.g. El cálculo del grado sapróbico para cada zona, se realiza sumando todos los valores de las especies en cada zona, es decir, para la zona x, $\sum x.h.g.$ y se divide por la suma de las frecuencias por el valor indicador de cada especie. Para la zona xenosapróbica sería:

$$x = \frac{\sum x.h.g.}{\sum h.g.}$$

La suma de los grados sapróbicos de cada zona debe ser igual a 10.

En las gráficas VIII y IX se muestran para cada especie los valores x.h.g., o.h.g., β.h.g., α.h.g., p.h.g. que hemos calculado y figuran en las gráficas VI y VII. Con esta representación se puede observar la existencia de varias especies (Cae-nomorpha medusula, Vorticella microstoma, Epalxis mirabilis, Metopus striatus, Metopus es, Colpidium campylum y Colpidium colpoda) que son claramente representativos de la zona polisapróbica. En la gráfica X se muestran los valores totales $\sum x.h.g.$, $\sum o.h.g.$, $\sum \beta.h.g.$, $\sum \alpha.h.g.$, $\sum p.h.g.$ para cada zona sapróbica. El más alto corresponde a la zona polisapróbica. Se deduce por tanto, que la zona de recogida de muestras es fundamentalmente polisapróbica, es decir, se trata de una zona de alta polución, con materiales putrefactos u otros materiales orgánicos, gran desarrollo bacteriano que participa en procesos de descomposición, un alto grado de consumo de oxígeno y una alta producción de amoníaco y sulfuro de hidrógeno.

En la gráfica XI mostramos cuales de las especies encontradas pueden ser, con seguridad, indicadores de una zona del sistema sapróbico. Cada zona esta caracterizada por un particular contenido de oxígeno, materia orgánica, productos de putrefacción y productos de mineralización. Biológicamente, cada zona presenta condiciones óptimas para ciertas especies y comunidades de organismos, que se llaman organismos indicadores. Para obtener esta relación, nos hemos basado en las gráficas anteriores y en los datos que aparecen en otros trabajos de ecología, especialmente los de Kolwitz 1950,1969; Sramek-Husek, 1954 y Liebmann, 1962.

CONCLUSIONES

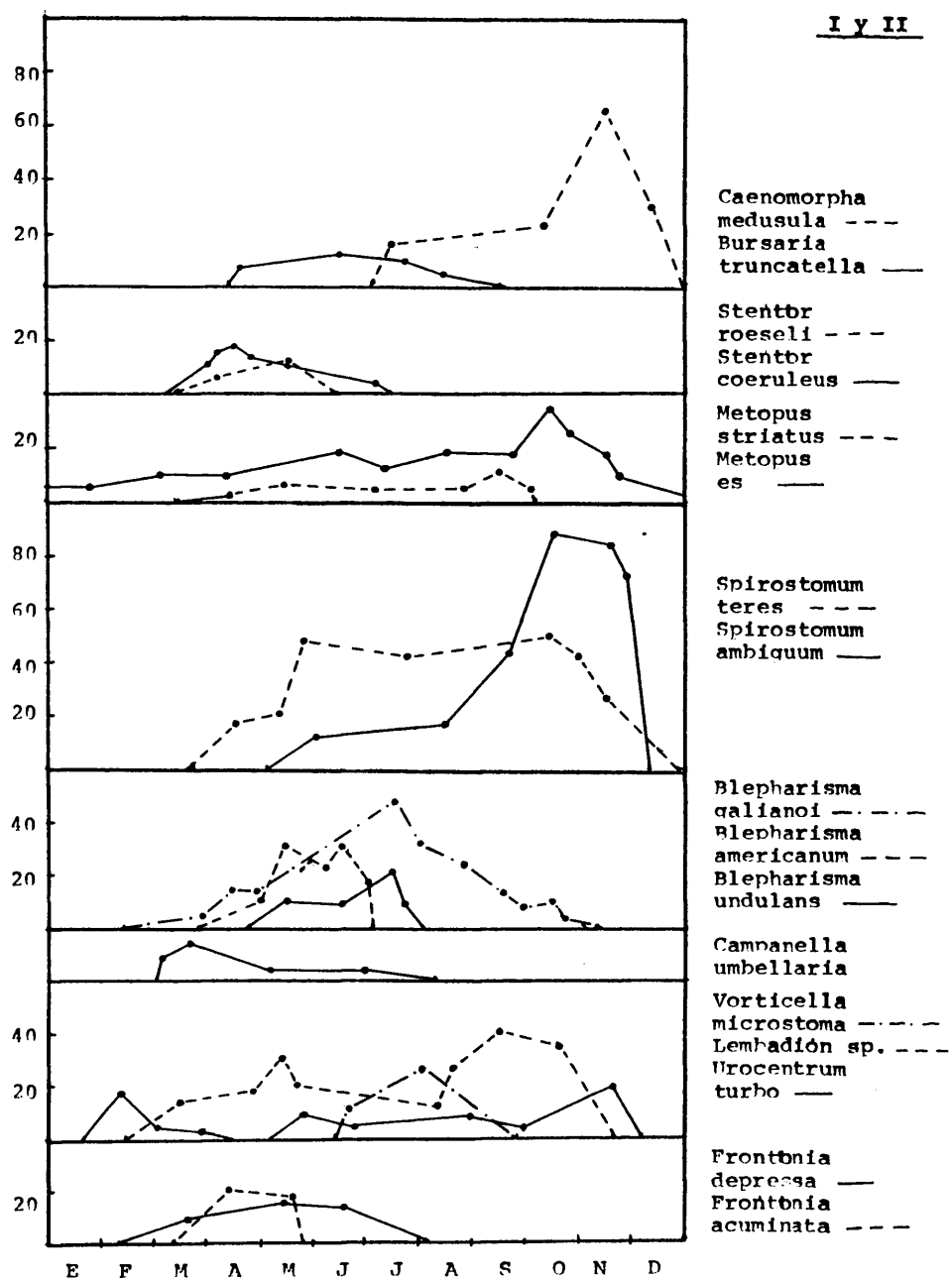
CONCLUSIONES

Durante la mayor parte del año, las poblaciones de ciliados del embalse de Santillana se comportan de forma muy parecida a la descrita para otras zonas de agua, con un desarrollo global que se manifiesta máximo en primavera y comienzos del verano hasta mediados de agosto, época en que el número de individuos por ml decrece. Desde el invierno hasta otoño, las condiciones físico-químicas y bióticas corresponden a una zona mesosapróbica. Sin embargo, en otoño hay un máximo desarrollo de un grupo de especies, entre las que cabe destacar a Metopus es, Metopus striatus, Caenomorpha medusula y Epalxella mirabilis. Las condiciones físico-químicas y bióticas de esta estación corresponden a una zona polisapróbica. De acuerdo con Bick (1972), todos estos ciliados se pueden llamar sapropelebiontes, es decir, ciliados que viven en zonas con putrefacción que contienen ácido sulfídrico. No están presentes durante el proceso de autopurificación, sino cuando la autopurificación se ha detenido por falta de oxígeno y presencia de altas concentraciones de ácido sulfídrico.

LAMINAS DE ECOLOGIA

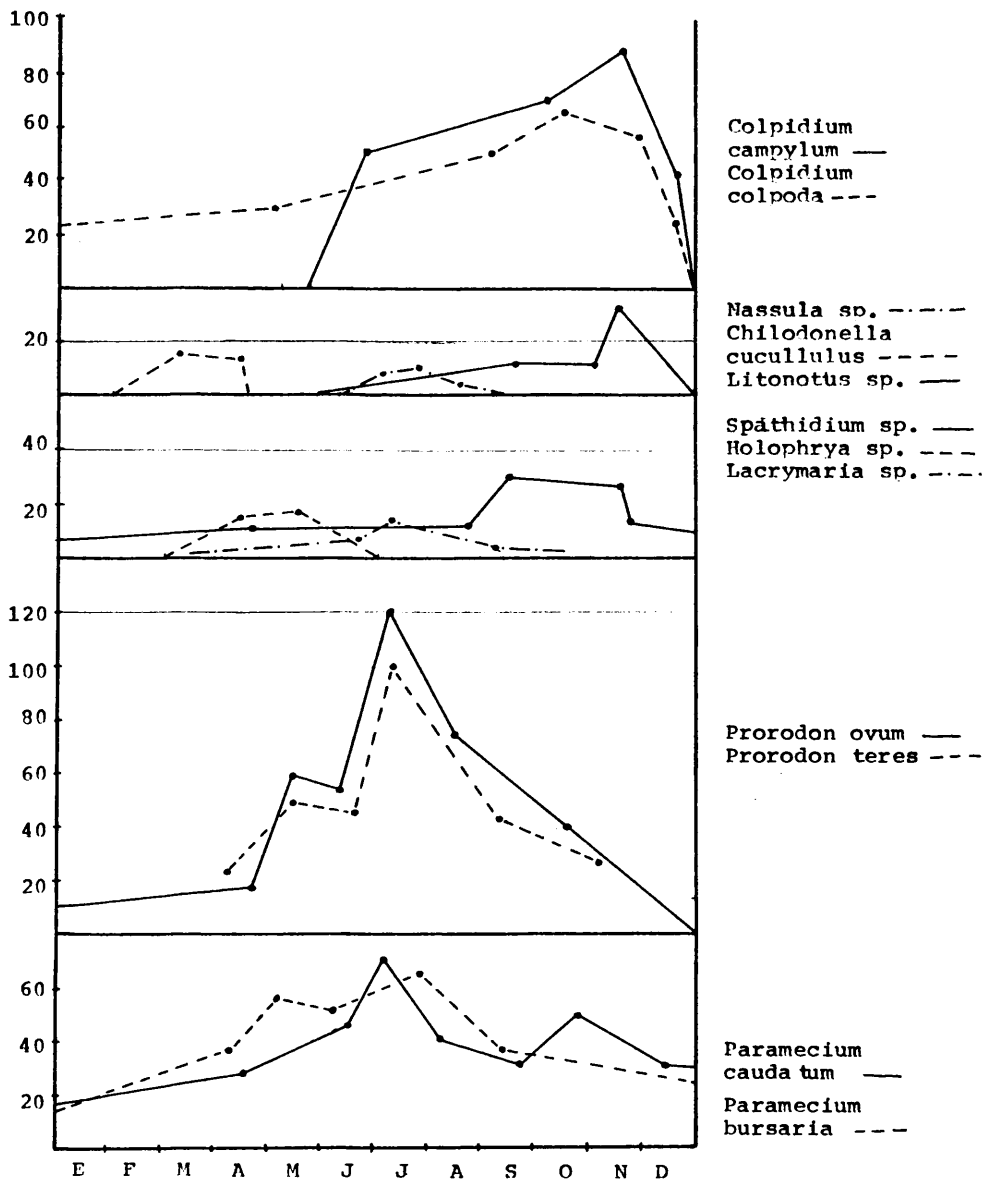
2

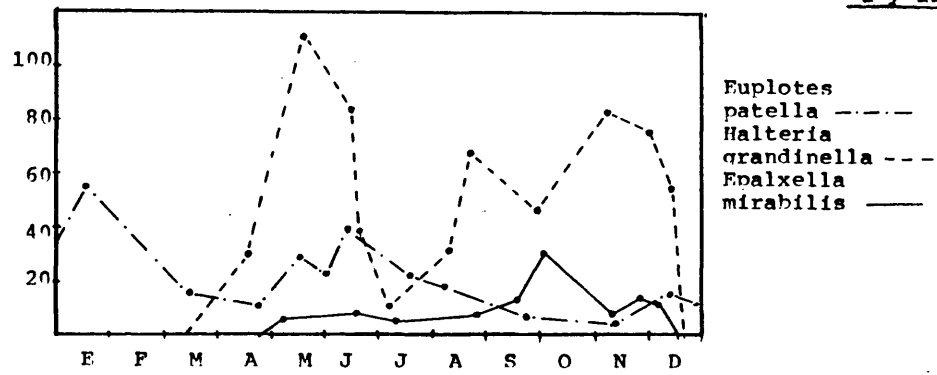
I y II

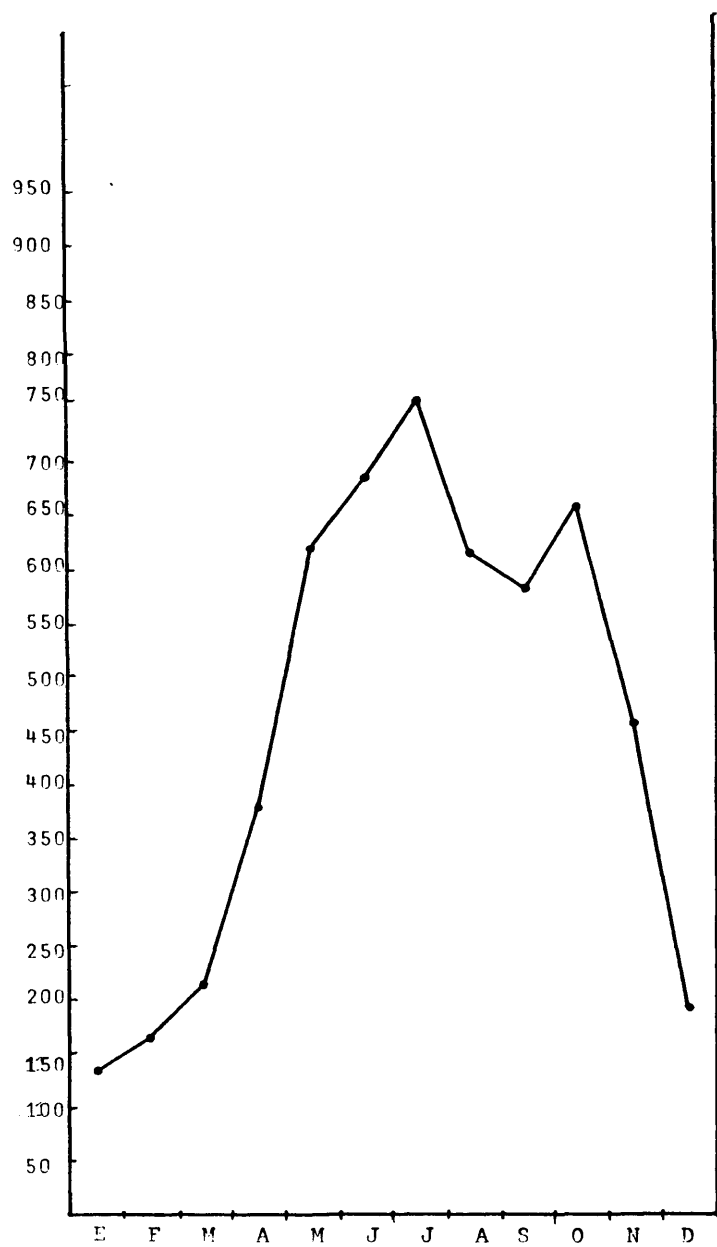


30'

I y II



I y II



II

ESPECIE	x	o	p	α	p	α
Holophrya sp	-	3	4	3	-	2
Prorodon	-	3	5	2	-	3
Prorodon	-	3	6	1	-	3
terres	-	3	6	1	-	3
Lacrymaria	-	-	6	3	1	3
olor	-	3	6	2	-	3
Spathidium sp	-	-	6	4	-	3
Litonotus sp	-	-	6	4	-	3
Chilodonella	-	-	4	6	-	3
cucullulus	-	-	4	5	1	3
Nassula sp	-	-	4	5	1	3
Colpidium	-	-	-	2	8	4
campylum	-	-	-	3	7	3
colpoda	-	-	-	3	7	3
Paramecium	-	1	3	5	1	2
caudatum	-	-	1	6	3	4
Paramecium	-	-	1	6	3	4
bursaria	-	6	3	1	-	3
Frontonia	-	6	3	1	-	3
depressa	-	3	6	1	-	3
Frontonia	-	3	6	1	-	3
acuminata	-	-	3	7	-	3
Urocentrum	-	4	6	-	-	3
turbo	-	-	-	1	9	4
Lembadion sp	-	-	-	4	6	3
Vorticella	-	-	-	4	6	3
microstoma	-	-	1	7	2	3
Campanella	-	-	2	6	2	3
umbellaria	-	-	3	5	1	3
Blepharisma	-	-	3	5	1	3
undulans	-	-	6	4	-	3
Blepharisma	-	-	2	6	2	3
americanum	-	-	3	5	1	3
Blepharisma	-	-	3	5	1	3
galianoii	-	-	3	7	-	3
Spirostomum	-	-	6	4	-	3
ambiguum	-	-	2	6	2	3
Spirostomum	-	-	3	5	1	3
terres	-	-	3	6	1	3
Metopus es	-	-	5	5	-	4
Metopus	-	-	1	9	4	
striatus	-	-	3	6	1	3
Stentor	-	-	5	5	-	4
coeruleus	-	-	5	5	-	4
Stentor	-	-	5	5	-	4
roeseli	-	-	5	5	-	4

50

ESPECIE	x	o	β	α	p	g
Bursaria						
truncatella	-	-	9	1	-	4
Caenomorpha						
medusula	-	-	-	1	9	4
Epaxia						
mirabilis	-	-	-	2	8	4
Halteria						
grandinella	-	2	7	1	-	3
Euplotes						
patella	-	1	6	3	-	3

ESPECIE	h (10 ml)	x	o	p	α	p
Holophrya sp	6	-	36	48	36	-
Prorodon						
ovum	27	-	243	405	162	-
Prorodon						
teres	32	-	288	576	96	-
Lacrymaria						
olor	16	-	-	288	144	48
Spathidium sp	21	-	189	378	126	-
Litonotus sp	22	-	-	396	264	-
Chilodonella						
cucullulus	27	-	-	324	486	-
Nassula sp	28	-	-	336	420	84
Colpidium						
campylum	63	-	-	-	504	2.016
Colpidium						
colpoda	42	-	-	-	378	882
Paramecium						
caudatum	20	-	40	120	200	40
Paramecium						
bursaria	12	-	-	48	288	144
Frontonia						
depressa	5	-	90	45	15	-
Frontonia						
acuminata	4	-	36	72	12	-
Urocentrum						
turbo	27	-	-	243	567	-
Lembadion sp	21	-	252	372	-	-
Vorticella						
microstoma	82	-	-	-	328	2.952
Campanella						
umbellaria	20	-	-	-	240	360
Blepharisma						
undulans	32	-	-	96	672	192
Blepharisma						
americanum	41	-	-	246	738	246
Blepharisma						
galianoii	22	-	-	198	330	66

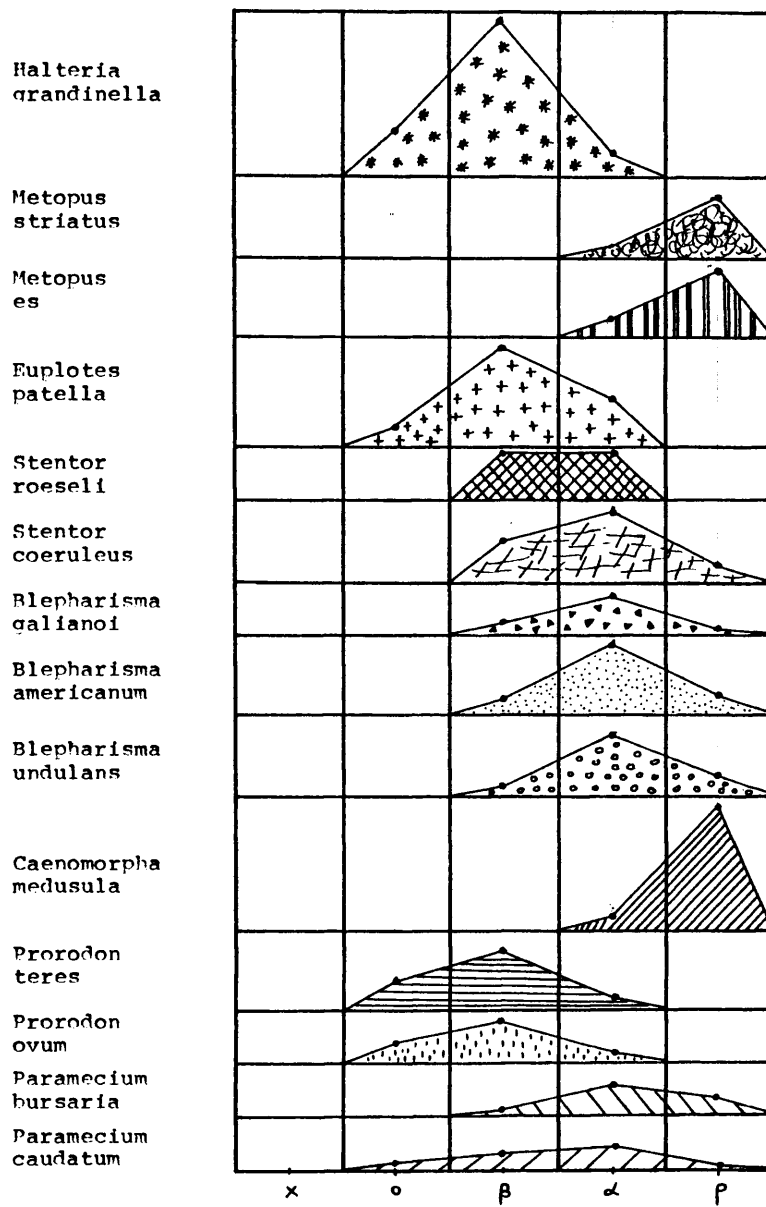
307

ESPECIE	h (10 ml)	x	0	β	α	p
Spirostomum						
ambiguum	19	-	-	171	399	-
Spirostomum						
teres	14	-	-	252	168	-
Metopus es	21	-	-	-	168	672
Metopus						
striatus	16	-	-	-	64	576
Stentor						
coeruleus	41	-	-	369	738	123
Stentor						
roeseli	23	-	-	460	460	-
Bursaria						
truncatella	2	-	-	72	8	-
Caenomorpha						
medusula	34	-	-	-	136	1.224
Epalxis						
mirabilis	64	-	-	-	512	2.048
Halteria						
grandinella	70	-	420	1.470	210	-
Euplotes						
patella	45	-	135	810	405	-

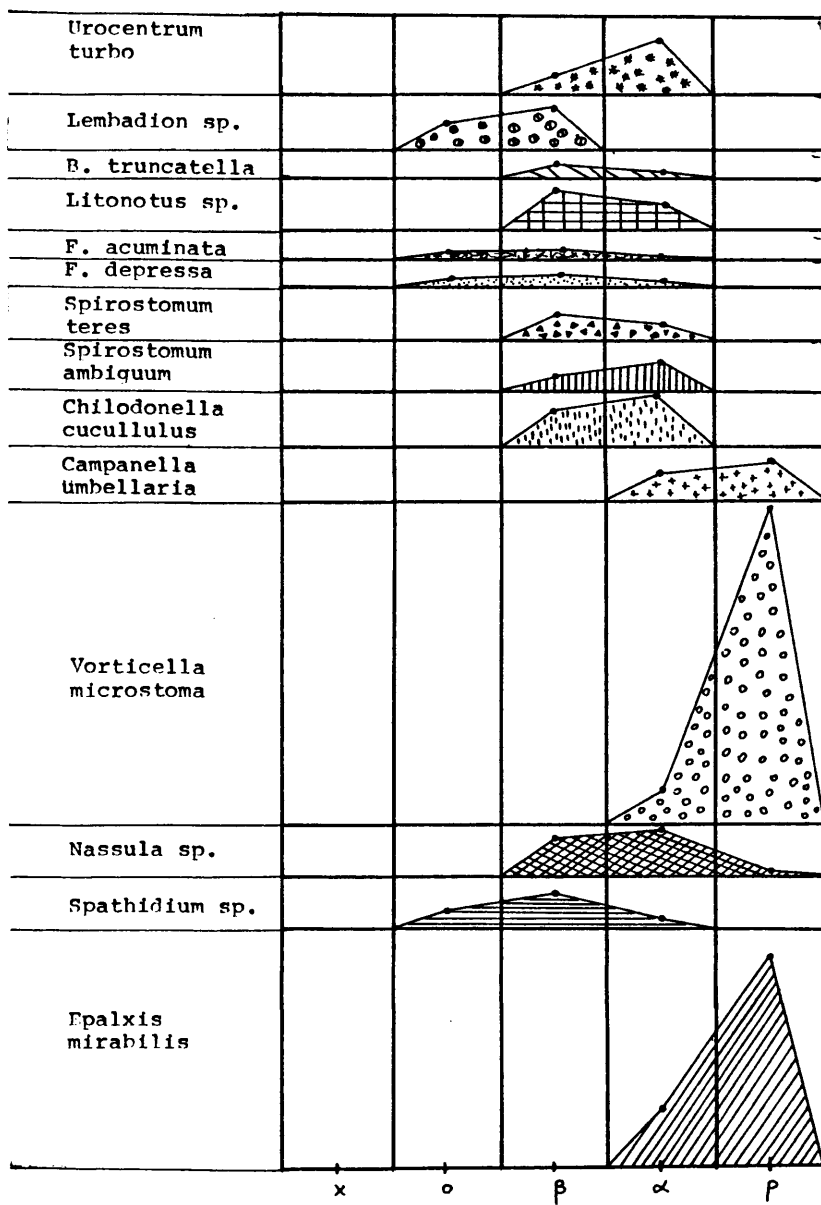
○ 1729 7795

30°

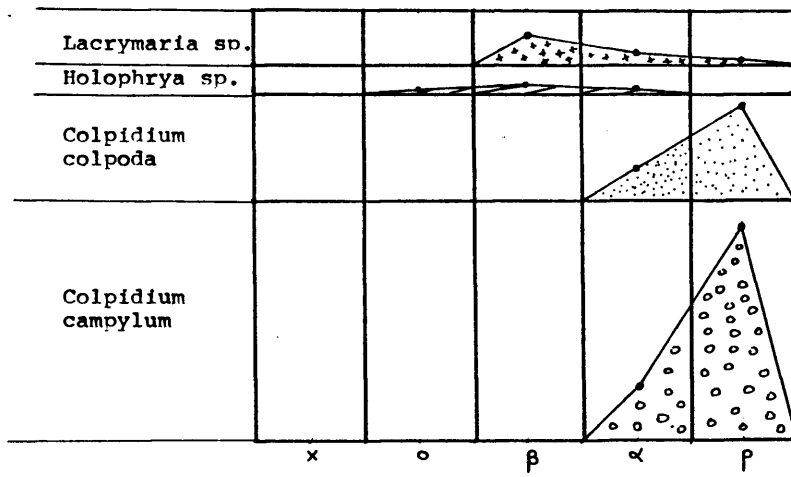
VIII y IX



VIII y IX

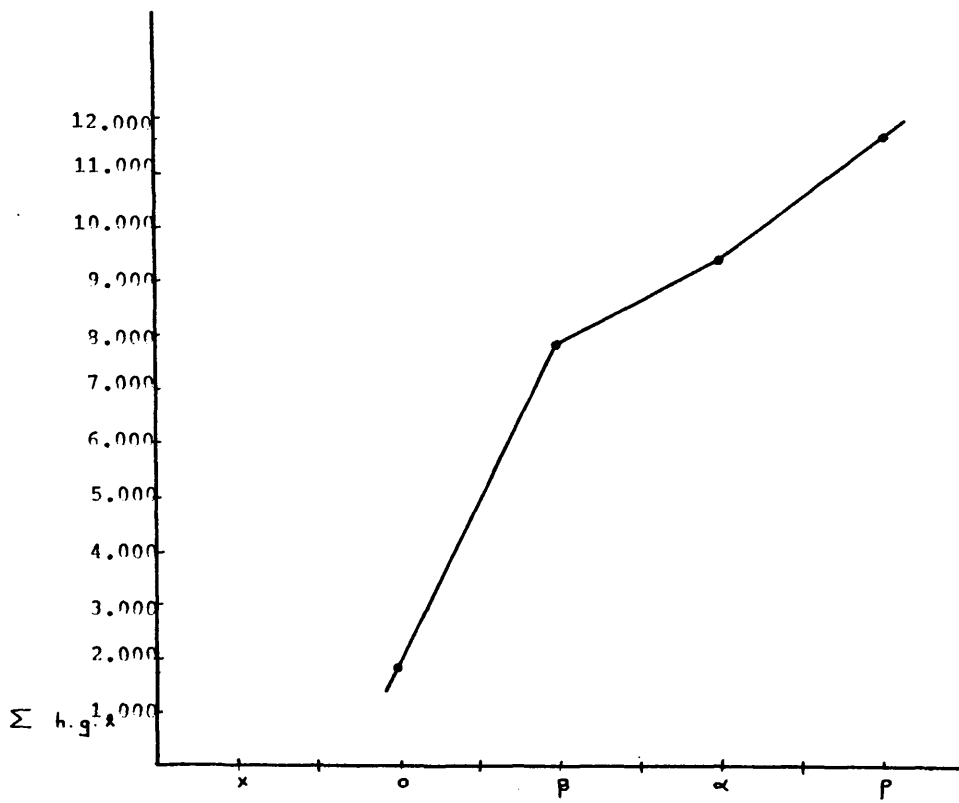


VIII IX



30''

x



xenosapróbica (x)	oligosapróbica (o)	β -mesosapróbica (p)	α -mesosapróbica (a)	polisapróbica (p)
<u>Coleps</u> <u>hirtus</u>	Frontonia acuminata <u>Dileptus</u> <u>anser</u>	Euplotes patella Halteria grandinella Bursaria truncatella Lacrymaria olor	Chilodonella cucullulus Spirostomum ambiguum Spirostomum teres Urocentrum turbo	Caenomorpha medusula Metopus es Metopus striatus Epalxis mirabilis Vorticella Microstoma Colpidium campylum

XI.- Lista de especies indicadoras de las diferentes zonas sapróbicas. Coleps hirtus y Dileptus anser no han sido encontradas en el embalse de Santillana; se han situado según datos de otros autores.

PARTE II. LOS CILIADOS HETEROTRICOS

INTRODUCCION

En la zona de agua cuya ecología hemos estudiado, se encuentra una fauna de ciliados en la que destacan numerosos ejemplares pertenecientes al orden Heterotrichida STEIN 1859. Estos ciliados han sido profundamente estudiados y la bibliografía que se refiere a ellos es muy amplia (véase Corliss 1979). Sin embargo, existen numerosos aspectos referentes a la morfología de la infraciliación, los sistemas fibrilares y la estomatogénesis que no han sido descritos hasta el presente. La posibilidad de emplear técnicas de impregnación argéntica como la del Protargol (Tuffrau 1967) y la del carbonato de plata amoniacal piridinado (Fernández-Galiano 1976) nos ha permitido:

- 1) Aportar datos fotográficos inexistentes sobre las estructuras morfológicas de varios ciliados heterotricos.
- 2) Describir nuevas estructuras morfológicas de la infraciliación y de los sistemas fibrilares.
- 3) Estudiar diversas etapas de la estomatogénesis de estos ciliados.
- 4) Describir nuevas especies.
- 5) Interpretar diversas estructuras morfológicas observadas al microscopio electrónico y situarlas en el conjunto de cada organismo.

Todos los ejemplares sobre los que tratamos a continuación, pertenecen al orden Heterotrichida y a los subórdenes Heterotrichina y Armonhorina. Estos subórdenes son los que comprenden la mayoría de las especies de vida li-

bre v de agua dulce del orden. La casi totalidad de las demás especies de los otros subórdenes, que pertenecen al orden Heterotrichida, son simbiotes o viven en medios marinos. En este estudio nos ocuparemos de la biología de 10 especies de ciliados heterotricos, distribuídos en cuatro familias. Algunas de estas especies han sido objeto de numerosos estudios que han servido de base para nuestro trabajo.

LA SISTEMATICA DE LOS CILIADOS HETEROTRICOS

Según la clasificación de Corliss (1975, 1979):

Clase III. POLYHYMENOPHOREA JANKOWSKI 1967

Subclase SPIROTRICHA BUTSCHLI 1889

Orden 1. HETEROTRICHIDA STEIN 1859

Suborden 1. Heterotrichina STEIN 1859

Suborden 2. Clevelandellina DE PUYTORAC Y GRAIN 1976

Suborden 3. Armophorina JANKOWSKI 1964

Suborden 4. Coliphorina JANKOWSKI 1967

Suborden 5. Placiotomina ALBARET 1974

Suborden 6. Licnophorina CORLISS 1957

Clase POLYHYMENOPHOREA JANKOWSKI 1967

Morfología basada en una ZAM (zona adoral de membranelas) bien desarrollada que se extiende, con frecuencia, hacia fuera de la superficie del cuerpo. Estomatogénesis apocinetial o paracinetial. Ciliación somática no muy intensa, pero incluye órganos ciliares como cirros. Individuos alargados o muy alargados, ampliamente distribuidos como formas nadadoras, no sedentarias. Generalmente con el citostoma localizado en la parte anterior, en el fondo de la cavidad bucal. La ciliación somática raramente incluye verdaderos cinetodesmos. Los haces de microtúbulos postciliares son comunes y prominentes. Escisión isotómica. Conjugación isoqamóntica. Citoprocto ausente con frecuencia. Los quistes y especialmente la lorica son muy frecuentes en algunos grupos. Habitats diversos, pero salvo importantes excepciones (incluyen simbioses de vertebrados e invertebrados), las especies de la mayoría de los grupos son de vida libre. Contiene una sola subclase, Spirotricha BUTSCHLI 1389, con las características de la clase y cuatro órdenes: HETEROTRICHIDA STEIN 1859, ODONTOSTOMATIDA SAWAYA 1940, OLIGOTRICHIDA BUTSCHLI 1887, HYPOTRICHIDA STEIN 1859. En nuestro estudio sólo nos ocuparemos del orden HETEROTRICHIDA.

Orden HETEROTRICHIDA STEIN 1859

Formas generalmente largas o muy largas, con frecuencia muy contráctiles. Zona adoral de membranelas prominente; existe normalmente ciliación somática de tipo holotrico. Macronúcleo oval o arrosariado. Especies de vida libre o simbioses, ampliamente distribuidas. Contiene seis subórdenes: Heterotrichina, Clevelandellina, Armophorina, Coliphorina, Plagiotomina, Licnophorina.

Las especies que describimos en el presente trabajo pertenecen a los subórdenes Heterotrichina y Armophorina, los cuales comprenden la mayor parte de los ciliados heterotricos de vida libre y de agua dulce.

Suborden HETEROTRICHINA STEIN 1859

Ciliación somática bien desarrollada.

Cuerpo a menudo con un eje simple de simetría y muy contráctil. Zona adoral de membranelas o ciliación peristomal altamente polimerizada. Vacuola contráctil sencilla en el extremo posterior del cuerpo. Lorica ausente pero los quistes son comunes. Especies de vida libre y algunas simbioses de artrópodos y vertebrados. Comprende la mayoría de las especies del orden. Se compone de diez familias: Spirostomidae, Phacodiniidae, Metopidae, Condylomatidae, Reichenowellidae, Climacostomidae, Stentoridae, Bursariidae, Chattonidiidae, Peritromidae. De estas familias hemos considerado tres: Spirostomidae, Metopidae, Stentoridae.

Suborden ARMOPHORINA JANKOWSKI 1964

Ciliados sapropeleobiontes sin ciliación somática uniformemente repartida. De vida libre; casi todos de agua dulce, pero algunos de biotopos salinos. En la parte anterior hay una o dos series de cilios o cirros. La película cubre el cuerpo como un escudo, con pliegues y de una a tres espinas posteriores. Citostoma localizado posteriormente. El número de macronúcleos varía de uno a cuatro, parecidos a los de los odontostomátidos. Micronúcleo único. Sin tricocistos (Jankowski, 1964). Tiene una sola familia: Caenomorphidae POCHE 1913.

LA FAM'ILIA Spirostomatidae.

Fam. SPIROSTOMIDAE STEIN 1867

El embudo bucal es patente. En los géneros típicos, delante de la boca, hay una membrana ondulante o dos hileras de cilios (Kahl, 1935). Más o menos contráctiles; a menudo aplastados dorsoventralmente. Cinetias meridianas con derivados postciliares largos y espaciados en las formas contráctiles. Triquitos en la superficie de las bandas que separan las cinetias. ZAM patente forma una larga banda de membranelas, arrollada solamente en la entrada de la faringe. Una corta membrana ondulante o una estría ciliar existe a la izquierda de la abertura de la faringe (Ville-neuve-Brachon, 1940).

GENEROS

Según Kahl (1932) y Villeneuve-Brachon (1940): Spirostomum EHRENBERG 1833; Gruberia KAHL 1932; Pseudoblepharisma KAHL 1926; Phacodinium PROVAZEK 1900; Spirostomina GRUBER 1884; Blepharisma PERTV 1852; Parablepharisma KAHL 1932; Protocrucea DA CUNHA 1915.

Según Corliss (1977, 1979): Aniosteina ISQUITH 1963; Blepharisma PERTV 1940; Gruberia KAHL 1932; Parablepharisma KAHL 1932; Pseudoblepharisma KAHL 1926; Spirostomum EHRENBERG 1833. Incertae sedis: Diplogmus MANSFELD 1923, Prorogocirrus MANSFELD 1923

Nosotros hemos estudiado los dos géneros más comunes de esta familia: Spirostomum y Blepharisma.

EL GENERO Spirostomum EHRENBURG 1833

EL GENERO Spirostomum EHRENBURG 1833

Se han realizado numerosos estudios sobre el género Spirostomum y especialmente sobre la especie más común y conocida, Spirostomum ambiguum EHRENBURG 1833.

La sistemática más actual de este género se debe a Repak e Isquith (1974). Para ciertos estudios sobre mionemas, se ha escogido en muchas ocasiones este ciliado por su gran capacidad de contracción y por la forma de esta contracción (Sleigh, 1970; Etienne, 1970; Legrand, 1972; Legrand y Prensier, 1976).

Otro género de ciliado heterotrico cuyos ejemplares presentan una gran contractilidad es Stentor; en este último la contracción se verifica en la dirección del eje anteroposterior del cuerpo, que se sitúa entre el pie del organismo y la zona oral. Las cinetias somáticas y las bandas de pigmento conservan su dirección más o menos anteroposterior, cuando el organismo está contraído. En cambio, en Spirostomum, con la contracción el organismo no sólo se reduce en tamaño, al igual que Stentor, sino que, además, se torsi^ona en sentido horario. En esta torsión participan las estructuras de la ciliación e infraciliación oral y somática y el sistema mionémico. Se ha comprobado (Legrand, 1968) que el grado de contracción es variable (según el estímulo o el tipo de fijador que se utilice).

Para el estudio de las dos especies (Spirostomum ambiguum y Spirostomum teres) que hemos encontrado en el embalse de Santillana (Manzanares El Real, Madrid), hemos

utilizado como fijadores, Bouin-Allen (para Protargol) y formol puro (para la técnica de Fernández-Galiano, 1976). Con ambos tipos de fijadores y sobre todo con formol puro, la contracción es máxima. Entonces, las cinetias somáticas forman un ángulo entre 50-60° respecto al eje anteroposterior del ciliado. La zona oral queda un poco menos torsionada, de tal forma, que la porción anterior de la zona adoral de membranelas forma un ángulo aproximado de 45°, en relación con el eje anteroposterior del ciliado.

La morfología de la infraciliación y los sistemas fibrilares se ha estudiado con ayuda del microscopio electrónico de transmisión (Randall, 1957; Finley, Brown y Daniel, 1964; Daniel y Mattern, 1965; Grain, 1968). Sin embargo, las descripciones generales, a la microscopia óptica, de las estructuras dependientes de la infraciliación en Spirostomum son escasas. Esto es debido, principalmente, al enmascaramiento de las cinetias somáticas y de las formaciones cinetosómicas orales por parte del sistema mionémico, muy desarrollado en este ciliado. Estas descripciones son importantes, porque muestran la situación de la infraciliación oral y somática en el conjunto del organismo y la situación de las subestructuras infraciliares dentro de las zonas oral y somática. Este hecho es fundamental para comprender no sólo la sistemática de los ciliados, si no también su fisiología.

La utilización de las técnicas del Protargol (Tuffrau, 1967) y de Fernández-Galiano (1976), especialmente esta última, ha permitido mostrar algunos detalles de las estructuras infraciliares y mionémicas de Spirostomum ambi-

guum y Spirostomum teres.

La morfología de Spirostomum ambiquum EURENBERG 1933

Los ejemplares de esta especie tienen una longitud de 1-4 mm (Kahl, 1932). Sin embargo, en nuestros cultivos de esta especie, los organismos rara vez alcanzan más de 2mm. Cuando los individuos están contraídos, tienen una longitud de 390-430 μm y una anchura de 197-215 μm . El área oral sobrepasa el ecuador del ciliado. Como en muchos otros ciliados heterotricos, la vacuola contráctil es terminal y ocupa el polo posterior dando a esa zona un aspecto más transparente, donde resaltan, en vivo, las líneas formadas por las cinetias somáticas. De acuerdo con Boggs (1965) el número de cinetias somáticas es, aproximadamente, 46. El macronúcleo está compuesto por nodos unidos entre sí por finas conexiones. El número de nodos varía entre 10 y 25 y el tamaño de cada nodo es de 23,9-53,3 X 16,5-24,3 μm . Recordamos que la referencia gráfica de Benak e Isquith (1974) sobre la forma de esta especie no es exacta, ya que representa un ejemplar no contraído y las cinetias somáticas, entonces, son paralelas al eje anteroposterior del ciliado y no están torsionadas, como aparecen en el dibujo. (Fig. 1).

Las cinetias somáticas de S. ambiquum están compuestas de cinetosomas, los cuales disponen, como en otros heterotricos, de fibras Km (Haller, 1977) o microtúbulos postciliares, que se sitúan a la izquierda (visto el ciliado desde fuera) de la fila de cinetosomas, al igual que en Stentor (Fernández-Galiano y Fernández-Leborans, 1979). Estas fibras han sido interpretadas por Finley (19

64) como ectomionemas laterales y periféricos. Este autor se basó para esta interpretación, en los estudios realizados por Fauré-Fremiet y Rouiller (1953) sobre la ultraestructura de Stentor. Como mostramos en el apartado de la morfología de Stentor, de acuerdo con Sleigh (1973) y Haller (1977), los ectomionemas corresponden a los microtúbulos postciliares de las cinetias somáticas del ciliado. (Fig.2).

La región oral de este heterotrico esta formada por dos estructuras principales: la zona adoral de membranelas (ZAM) y la cinetia paroral. (Fig.3).

La zona adoral de membranelas esta situada en el lado izquierdo de la región oral. Según Daniel (1965) esta compuesta de membranelas, cada una de las cuales esta formada por tres filas de 10 cilios cada una. En nuestros ejemplares se observa que la ZAM se presenta dividida en dos partes:

- a) una zona anterior, situada entre el polo apical del ciliado y las proximidades del embudo bucal del mismo. Tiene una longitud de 237-329 μm . Esta formada por membranelas, cada una de las cuales posee dos cinetias con 7-9 cinetosomas cada una. Cada membranela tiene una longitud que varía entre 4 y 5,6 μm . (Fig.4).
- b) Una zona posterior, que rodea el embudo bucal en parte y lo delimita junto con la cinetia paroral. Tiene una longitud de 50-57 μm y esta formada por membranelas, más largas y con más cinetosomas que las de la zona anterior. Estas membranelas tienen dos cinetias, cada una de las cuales posee entre 16 y 20 cinetosomas. Cada membranela

tiene una longitud que varía entre 9,7 y 12 μm (fig. 5).

La cinetia paroral se encuentra en el lado derecho de la región oral del organismo; se dispone desde el polo apical hasta el embudo bucal con un trayecto paralelo a la ZAM (fig. 1 y 3), quedando una zona más clara, sin cinetosomas, entre ambas estructuras; esta zona es el peristoma del ciliado. La cinetia paroral delimita la región del embudo bucal por su lado izquierdo, mientras que la ZAM lo hace por el derecho, reuniéndose los extremos posteriores de la cinetia paroral y de la ZAM en la parte más posterior del embudo bucal. La cinetia paroral esta formada por una fila sencilla de cilios aunque, en un trayecto muy corto, junto al embudo bucal, parece observarse en las preparaciones una doble fila de cinetosomas. (Fig. 5).

En las preparaciones realizadas con la técnica de Fernández-Galiano (1976), se observa, en muchos casos, la disposición del sistema mionémico en esta especie (fig.6). Toda la superficie somática del ciliado se halla recubierta por un enrejado mionémico que se sitúa entre la región oral y el polo posterior; este sistema probablemente corresponde a los endomionemas descritos en este ciliado por Finley (1964). En este enrejado, teniendo en cuenta la torsión debida a la contracción del organismo, cabe distinguir mionemas primarios somáticos (Pmys) y ramificaciones transversales (CB), semejantes a los mionemas primarios somáticos y a las ramificaciones transversales de Stentor (Newman 1974, Fernández-Leborans 1979). Este enrejado termina en una fibra común que denominamos fibra submembranelar (FSM).(Fig.7). La fibra submembranelar establece co

nexiones con las membranelas de la ZAM y con una fibra similar que se encuentra debajo de la cinetia paroral y que denominamos fibra subparoral (FSP). En las preparaciones realizadas al Protargol se observa que a partir de cada membranela de la ZAM se dispone un haz de fibrillas (fig. 7a); este haz se extiende perpendicularmente al eje de la ZAM por la superficie del peristoma (fig.7b), hasta alcanzar una zona situada a la izquierda y paralela a la cinetia paroral (fig.7c); en esta zona los haces que provienen de cada una de las membranelas se curvan alrededor de 180° y esta torsión da la imagen de una fibra continua (fibra subparoral) en las preparaciones realizadas con la técnica de Fernández-Galiano (1976). Estos haces de fibrillas (fibrillas peristomales, FP), después de la torsión toman un sentido opuesto al que tenían y alcanzan los cinetosomas de la cinetia paroral (fig.7d). En un plano más superficial se observa el aspecto de la cinetia paroral (CP) (fig.7e) y sus cilios (fig.7f) así como las cinetias somáticas adyacentes.

La disposición de este sistema mionémico-fibrillar ha sido observada igualmente en Spirostomum teres, en cuyos ejemplares hemos encontrado los mismos tipos de fibras.

La morfología de Spirostomum teres CLAPAREDE Y LACHMANN 1858

Esta especie tiene una longitud media de $252\mu\text{m}$. (Fig.8). Su anchura es, como término medio, de $119\mu\text{m}$. Repak (1974) indica que el número de cinetias somáticas varía entre 7 y 12. Nosotros hemos comprobado que en el polo apical existe una media de 14 cinetias somáticas. Estas cinetias somáticas del polo apical se sitúan alrededor de una zona más o menos circular, carente de cinetosomas, que tiene un diámetro de $7,6\mu\text{m}$, por término medio (fig.9). El macronúcleo es único, situado más o menos en el ecuador del ciliado, de forma oval, con un tamaño de $79,1 \times 25,6\mu\text{m}$, por término medio.

La región oral de S. teres se dispone desde el polo anterior del ciliado hasta, más o menos, el ecuador del organismo. En esta región se distinguen dos formaciones principales: la zona adoral de membranelas (ZAM) y la cinetia paroral (CP).

La zona adoral de membranelas tiene una longitud media de $124,7\mu\text{m}$; esta situada en el lado izquierdo del ciliado, limitando por esa parte el peristoma. La ZAM se encuentra dividida en dos partes:

- a) una zona anterior, desde el polo apical del organismo hasta el comienzo del embudo bucal; en esta zona la ZAM presenta un travecto más o menos rectilíneo. La longitud de la zona anterior es como término medio de $94,3\mu\text{m}$ y está formada por membranelas, cada una de las cuales tiene $3,8\mu\text{m}$ de longitud, por término medio. Cada una de estas membra-

nelas esta compuesta por dos cinetias paralelas con 6 cinetosomas cada una (fig.10).

- b) una zona posterior, rodea en parte el embudo bucal. Tiene una longitud aproximada de $30\mu\text{m}$. las membranelas de esta zona miden $5,1\mu\text{m}$, por término medio, de longitud y poseen, cada una, dos cinetias; cada cinetia esta formada por 16 cinetosomas, por término medio.(Fig.11).

La cinetia paroral esta constituida por una fila sencilla de cinetosomas. Esta cinetia, en su parte anterior es paralela a la ZAM y delimita el peristoma del ciliado por su lado derecho. En su parte posterior, la cinetia paroral rodea al embudo bucal y su extremo más posterior se sitúa junto al extremo posterior de la zona adoral de membranelas. Los cinetosomas de esta cinetia disponen de cilios que forman una membrana ondulante. Estos cilios tienen una longitud media de $18\mu\text{m}$.

El sistema mionémico de este ciliado heterotrico es semejante al descrito en S. ambiguum y presenta el mismo tipo de fibras.

EL GENERO Blepharisma PERTY 1852.

EL GÉNERO Blepharisma PERTY 1852

Después del género Stentor, uno de los cilia-
dos heterotricos que ha sido objeto de más estudios es
Blepharisma. Existe una monografía de Blepharisma debi-
da a Giese (1973). Este género está formado por numero-
sas especies que se diferencian, en general, por el ti-
po de pigmento, la relación longitud del cuerpo-longitud
de la región oral y por la forma y composición del macro-
núcleo. Los principales trabajos que se refieren a la ta-
xonomía de Blepharisma son los de Suzuki (1954), Bhandar-
v (1962), Hirshfield, Isquith y Bhandarv (1965), Di Lo-
renzo (1972) y Wilfert (1972). Las publicaciones más im-
portantes sobre morfología son las de Suzuki (1951),
Dawson (1953), Inaba, Makamura y Yamaguchi (1958) sobre
gránulos de pigmento al microscopio electrónico de trans-
misión, Kennedy (1965), Dembitzer y Hirshfield (1966),
Nilsson (1967), Patterson (1976), Pierce, Isquith y Re-
pak (1978). Destacan los trabajos sobre bipartición y
regeneración de Moore (1924), Eberhardt (1961, 1962), Ses-
hachar y Bhandarv (1962), Sawyer y Jenkins (1977). En
cuanto a la fisiología hay que tener en cuenta los estu-
dios de Stolte (1924), Hirshfield y Pecora (1956), Repak
(1968), Bai y Tara (1974) y Kasturi y Tara (1974).

En la zona de agua cuya ecología hemos estudia-
do se encuentran cuatro especies de Blepharisma: B. undu-
lans, B. americanum, B. galianoí y B. castellanum. La úl-
tima, B. castellanum sólo aparece esporádicamente. Los as

nectos más detallados de la morfología y morfogénesis de estas especies de Blepharisma encontradas se describen a continuación.

La morfología de Elepharisma undulans STEIN 1868

Hemos encontrado ejemplares de esta especie en el embalse de Santillana (Manzanares El Real, Madrid), pero el estudio morfológico de este ciliado heterotrico, lo hemos realizado sobre ejemplares que se mantienen en cultivo, de la colección de E. Fauré-Fremiet, que se conserva en el Laboratorio de Zoología 2 de la Facultad de Ciencias de Paris (Universidad Paris-sud). En este laboratorio se han realizado las preparaciones al Protargol de esta especie.

Morfología general.-

Los ejemplares de B. undulans que hemos estudiado, tienen un tamaño que varía entre 100 y 150 μm de longitud y una anchura de 50-60 μm (para Hinshfield 1965, la longitud de esta especie es 150-300 μm). De color rosado, con una única vacuola contráctil en el extremo posterior del cuerpo, que permite diferenciar a simple vista esa zona del resto, ya que aparece más clara. La ciliación somática está formada por cinetias en número de 38-44 (18-25 según Kennedy, 1965), que se disponen entre los extremos anterior y posterior del cuerpo, salvo las cinetias suborales, en número de 12, que se disponen desde la región oral hasta el polo posterior del individuo (fig. 12).

El macronúcleo, alargado, dispuesto según el eje anteroposterior del ciliado, está formado por una banda engrosada en sus extremos; la longitud del macronúcleo es de 50-70 μm . Sin embargo, para Kennedy (1965), el macronú-

cleo esta compuesto por 2-5 nodos unidos por finas conexiones. Nosotros creemos que las características de nuestros ejemplares son las típicas de B. undulans, de acuerdo con las clasificaciones de Hiershfield (1965), Wilfert (1972) y Giese (1973).

La región oral se dispone desde el polo anterior hasta más allá del ecuador del ciliado. Tiene una longitud de 55-62 μ m y en su extremo posterior se encuentra la citofaringe. (Fig.13).

La ciliación somática.-

Kennedy (1965) señala que a la derecha de las depresiones que corresponden a los cinetosomas de las cinetias somáticas, hay cinetodesmos dispuestos según el panel de la desmodexia de Chatton y Lwoff (1935). Según este autor (Kennedy 1965), las cinetias somáticas están compuestas por pares de cinetosomas, " un cilio único se extiende a partir del miembro anterior de cada par de cinetosomas. A partir del miembro posterior del par, se disponen ramas de filamentos periféricos que se combinan para formar una fibra cinetodésmica. Cerca del cuerpo del cinetosoma, una sección diagonal de esta fila de filamentos, presenta una apariencia de fibra estriada. La fibra cinetodésmica se extiende posteriormente, paralela a las fibras cinetodésmicas posteriores de los cinetosomas adyacentes". Nosotros hemos observado las fotografías mostradas por este autor; se aprecia claramente que la disposición de estas fibras es, mirando al cinetosoma desde fuera, hacia la

hacia la izquierda y hacia atrás; esta disposición es distinta a la de la fibra cinetodésmica, que se situaría hacia delante y a la izquierda del cinetosoma, de acuerdo con Chatton y Iwoff (1935). A pesar de la apariencia estriada de estas fibras en algunos cortes en diagonal, los cortes transversales realizados por Kennedy (1965), muestran que estas fibras están compuestas por microtúbulos más o menos separados, sin ninguna estriación en conjunto. Tanto por la disposición como por la composición, se trataría de microtúbulos postciliares..Además, los microtúbulos postciliares son derivados cinetosómicos típicos de los ciliados heterotricos, en los cuales es raro encontrar cinetodesmos. Según mostramos en las fotos, las fibras postciliares se disponen de una forma característica, sinusoidal, en nuestros ejemplares de B. undulans. Tuffrau (1967) ha descrito esta disposición en B. japonicum, indicando que sugiere una aparente contractibilidad. Nosotros creemos más bien, que esta disposición de las fibras postciliares se debe a las depresiones ectoplasmáticas de la superficie de B. undulans (depresiones descritas por Kennedy, 1965), donde se sitúan los pares de cinetosomas de la ciliación somática.(Fig.13).

La ciliación oral.-

La región oral de B. undulans esta compuesta por dos estructuras principales: la zona adoral de membranelas (ZAM) y la cinetia paroral. (Fig.12).

La zona adoral de membranelas (ZAM) se dispone desde el polo anterior del ciliado hasta más allá del ecuador del mismo. En su parte posterior se curva algo más de 90° en sentido horario, para rodear en parte la abertura bucal sin formar parte de la citofaringe. Hemos visto que la ZAM esta compuesta por 138-140 membranelas. Según Kennedy (1965) cada membranela esta compuesta por tres filas de 12-14 cilios cada una. Según Tuffrau (1967) cada membranela posee tres filas de cinetosomas, pero una de estas tres filas es la mitad de larga que las otras dos y se encuentra delante de ellas y sobre el borde del peristoma. Las membranelas de nuestros ejemplares poseen dos cinetias de 14-16 cinetosomas cada una y una corta cinetia con 6-8 cinetosomas. (Fig.14).

La cinetia paroral se sitúa desde el polo anterior del ciliado, con su extremo anterior junto al extremo anterior de la zona adoral de membranelas (ZAM), hasta más de la mitad de la longitud del cuerpo, sobrepasando el ecuador del ciliado. La cinetia paroral acompaña a la ZAM siendo paralela a ella por su lado izquierdo. En la zona del comienzo de la citofaringe, la cinetia paroral se separa de la ZAM y rodea y delimita junto con ella esta zona, quedando juntos los extremos posteriores de ambas estructuras. Según Kennedy (1965), la cinetia paroral esta compuesta por

tres filas de cilios. Para Tuffrau (1967) la paroral aparece desdoblada en dos cinetias muy juntas, de una de ellas nace la membrana ondulante. Nosotros hemos observado que la cinetia paroral es una haplocinetia muy parecida a la de los ciliados peritricos (Corliss, 1979) (fig.15,16).

A partir de la zona adoral de membranelas y a partir de la fila más interna de la cinetia paroral, se dispone un conjunto de fibras que llamamos fibras subparorales (FSP) y fibras subadorales (FA). Tuffrau (1967) ha observado las fibras subadorales en B. americanum. Estas fibras se sitúan transversalmente en la superficie del peristoma y las hemos observado, incluso, en la parte más posterior de la región oral, contrariamente a lo que indica Tuffrau (1967) que afirma que las fibras subadorales no se encuentran más que en los dos tercios anteriores del peristoma. Ambos tipos de fibras (FSP y FA) no se reúnen, cada una, en una fibra común, como ocurre en Stentor (Fernandez-Galiano y Fernández-Leborans, 1979), sino que son un conjunto de fibras aisladas con un recorrido independiente en el peristoma. (fig.14,15,17).

La morfología de Blepharisma americanum SUZUKI 1954

Hemos clasificado esta especie de acuerdo con los trabajos de Bhandary (1962), Wilfert (1971) y Giese (1973). Los ejemplares que hemos estudiado tienen una longitud de 189-250 μm y una anchura de 120-151 μm . De color rojo-rosado, presenta un macronúcleo formado por varios nodos de talla desigual, unidos por finas conexiones. El número de nodos observado varía entre 5 y 7. El tamaño de los nodos oscila entre 46,2 X 16,8 μm y 8,4 X 6,3 μm . El número de micronúcleos, según Bhandary (1962), varía entre 4 y 20, aunque nosotros nunca hemos observado un número menor de 10. Poseen 23 cinetias somáticas. (Figs. 18 y 19).

La región oral está compuesta, en cuanto a la infraciliación, por dos estructuras principales: la zona adoral de membranelas (ZAM) y la formación paroral. Ambas limitan el peristoma que, según Bhandary (1962), alcanza la mitad de la longitud del individuo; en nuestros ejemplares el peristoma es, como máximo, un poco más largo que un tercio de la longitud del organismo.

La zona adoral de membranelas (ZAM) está situada en el lado izquierdo del animal. Hemos comprobado que tiene una longitud de 76-126 μm . Se compone de membranelas, cada una de las cuales está formada por tres alineamientos cinetosómicos, uno de los cuales es más corto que los demás. Este alineamiento o cinetia más corto se encuentra delante de los otros dos y justo por encima del peristoma, según Tuffrau (1967). Kennedy (1965) indica, para Blepharisma undulans, que cada fila de cinetosomas de una

membranela tiene de 12 a 14 cilios y que la fila central está desviada con respecto a las otras dos. Kennedy (1965) también indica que cada cilio de la fila central es rodeado por seis cilios ordenados en hexágono. En las preparaciones que hemos obtenido, se observa claramente que no todas las membranelas son iguales, sino que varían en tamaño y número de cinetosomas, según la zona de la ZAM que se considere. Para nosotros la ZAM se presenta dividida en tres partes:

- a) una zona anterior, formada por las, aproximadamente, 22 membranelas más cercanas al polo apical del ciliado. En estas membranelas, la cinetia más corta aumenta, de atrás a delante, en número de cinetosomas has ta 15-18 y a partir de ese punto las tres cinetias de cada membranela presentan un número menor de cinetosomas. Hacia el extremo más anterior de la ZAM, cada una de las cinetias de cada membranela presenta entre 6 y 8 cinetosomas. (Fig.20).
- b) una zona media, que comprende desde las proximidades de la citofaringe hasta la zona anterior, es decir, aproximadamente 22 membranelas antes del extremo api cal de la ZAM. Aquí las dos filas de cinetosomas más largas y posteriores, tienen 14-20 cinetosomas y la fila más corta y anterior posee de 8 a 10 cinetosomas. (Fig.21).
- c) una zona posterior, en la porción más profunda del pe ristoma. En esta zona, la cinetia más anterior y corta de las tres que constituyen la membranela, aumenta en número de cinetosomas progresivamente, hasta la curva más importante que delimita el comienzo de la

citofaringe. En esta zona, las tres cinetias de cada membranela son iguales y cada una tiene de 14 a 16 cinetosomas. Hacia el extremo más posterior de la ZAM, junto al citostoma, el número de cinetosomas de cada fila disminuye hasta un mínimo observado de seis. (Fig.22).

En cuanto a la formación paroral, Tuffrau (1967) señala que, en el género Blepharisma, se encuentra desdoblada en dos cinetias muy juntas: de una nace la membrana ondulante y unas cortas raíces; la otra recibe el extremo más fino de los conjuntos fibrilares fasciculados, que se insertan en las membranelas adorales. Por su parte Kennedy (1965), indica que la membrana ondulante esta compuesta por tres filas de cilios. Tanto estos dos autores como Sawyer (1977), afirman que la membrana ondulante ocupa el lado derecho del organismo y establece relaciones mediante microfibrillas con la ZAM.

Nosotros hemos observado que existen dos zonas claramente diferenciables en la "membrana ondulante" (UM para Sawyer, 1965) o "cinetia paroral" (Tuffrau, 1967):

- a) una zona anterior, desde las proximidades al polo apical del ciliado, hasta el comienzo del embudo bucal. De una longitud media de $30\mu\text{m}$, esta formada por una sola fila de cinetosomas. Esta sería la cinetia paroral propiamente dicha (también aparece muy clara en B. galianoi FERNANDEZ-LEBORANS 1979). (Fig.20).

b) una zona posterior, con una longitud media de 60 μ m, com-
 puesta por pares de cinetosomas que constituyen una ha-
 plocinetia, en el sentido en que Chatton (1936) la defi-
 nió en los peritricos. Esta zona se encuentra compendi-
 da desde el comienzo del embudo bucal hasta las proximi-
 dades del citostoma y se extiende y rodea, en su porción
 más posterior, la base de las membranelas adorales ter-
 minales que limitan la citofaringe. Según Grain (1969),
 no se sabe si la membrana ondulante de los heterotricos
 es de tipo "haplocinetia". Para nosotros al menos en Ble-
pharisma, es evidente que la zona posterior de la forma-
ción paroral, es una haplocinetia. Por ello es fácil ex-
 plicar que Kahl (1935) se refiera a la membrana ondulan-
 te de varias especies de Blepharisma, diciendo que es
 " $1/4 - 1/3$ de la longitud peristomática" como por ejem-
 plo en el caso de Blepharisma lateritium EHPENBERG. Se
 trata de la zona de la formación paroral que esta forma-
 da por una haplocinetia y en la que se hacen más eviden-
 tes los cilios, observados con el microscopio óptico en
 vivo. Se deduce claramente que existe una sinonimia en-
 tre la zona posterior de la formación paroral, que es
 una haplocinetia y la membrana ondulante a que se refiere
 Kahl (1935). (Fig.22).

Datos sobre la morfogénesis de Blepharisma americanum

El trabajo de Sawyer (1977) sobre la morfogénesis de Blepharisma japonicum SUZUKI, es el más completo y reciente estudio en el que se ha utilizado la técnica de impregnación argéntica del Protargol (Dragesco 1962, Jerka-Dziadosz y Frankel 1969) y la microscopía electrónica de transmisión. No hemos encontrado en la bibliografía datos gráficos sobre la morfogénesis de la infraciliación en B. americanum y nos basaremos en las descripciones de Sawyer (1977) para explicar algunos estados de división de B. americanum. Para obtener las microfotografías que ilustran los estados de división que hemos encontrado, hemos realizado preparaciones según el método de impregnación argéntica de Fernández-Galiano (1976).

A partir de 3-4 cinetias suborales, que se encuentran bajo la curva que forma la ZAM alrededor del citostoma, se forma un campo de cinetosomas libres o anlage que pronto se divide en dos campos longitudinales, de los cuales, el derecho (A1) dará lugar a la cinetia paroral del opisto y el izquierdo (A2) formará la nueva zona adoral de membranelas. El campo A1 es mucho más estrecho que el campo A2; entre ambos campos se observa un espacio sin cinetosomas que dará lugar, en el opisto, al peristoma. El campo A2, en principio, está formado por cinetosomas sin ordenación; luego, los cinetosomas se disponen en filas sencillas, paralelas

entre sí y transversales respecto al eje anteroposterior del ciliado. Cuando empieza a observarse la diferenciación en dos campos estomatogénicos, los nodos macronucleares se empiezan a unir y en la etapa en que se comienzan a diferenciar las filas sencillas que darán lugar a las membranelas de la futura ZAM del opisto, se observa una sola masa macronuclear. (Figs. 23, 24, 25).

Hay que señalar que Sawyer (1977) indica que "cuando el número de cinetosomas aumenta a lo largo de la cara izquierda de las cinetias estomatógenas, las fibras cinetodésmicas desaparecen". Nosotros, como ya indicamos en la morfología de Blepharisma undulans, creemos que en el género Blepharisma no existen cinetodesmos en las cinetias somáticas. El derivado más patente de estas cinetias es la fibra postciliar, que realmente no se muestra en las preparaciones, en las zonas de las cinetias estomatógenas que forman el primordio oral.

La morfología de *Blepharisma galianoi* FERNANDEZ-LEBORANS 1979

Se trata de un heterotrico de color rosado cercano a *Blepharisma steini* KAHN, 1935, pero que no tiene el macronúcleo alargado como los ejemplares de esta especie (Villeneuve-Brachon 1940). Su longitud media es de $138\mu\text{m}$ y su anchura de 90 a $109\mu\text{m}$. Posee 32 cinetias somáticas. El macronúcleo es esférico o ligeramente oval con un tamaño de $40,9 \times 30,2\mu\text{m}$ por término medio. El número de micronúcleos es de 5-7 y cada uno de ellos mide aproximadamente $2,77\mu\text{m}$. Esta especie ostenta semejanzas con *Blepharisma lateritium* EHRENBERG 1931 que tiene un solo micronúcleo mientras que nuestra especie presenta entre 5 y 7. Podría tratarse de *Blepharisma bimicronucleata* VILLENEUVE-BRACHON 1940 pero el número de sus micronúcleos es mayor de dos. Esta especie esta dedicada al profesor e ilustre protozoólogo D. Dimas Fernández-Galiano. (Fig.26).

La región oral de esta especie esta formada, en cuanto a la ciliación, por una zona adoral de membranelas (ZAM) que alcanza y a veces sobrepasa un poco el ecuador del ciliado y una formación paroral.

La zona adoral de membranelas tiene una longitud media de $75,6\mu\text{m}$. Se divide en tres partes:

- a) una zona anterior, cerca del polo apical del ciliado; esta formada por membranelas de las cuales la más anterior es corta (con una longitud aproximada de $4\mu\text{m}$) y esta compuesta de dos cinetias de 6 cinetosomas cada una y una corta cinetia (de, aproximadamente, $2,27\mu\text{m}$ de longi

tud) de tres cinetosomas.(Fig.27).

- b) una zona media, formada por membranelas típicas del género. Cada membranela mide aproximadamente $6,3\mu\text{m}$ y posee dos cinetias con 12 cinetosomas cada una y una cinetia corta, anterior a las otras dos y situada sobre el borde del peristoma, con 3 cinetosomas.
- c) una zona posterior, rodea en parte y junto con la formación paroral el infundíbulo o embudo bucal. En esta zona, la corta cinetia de cada membranela aumenta en número de cinetosomas hacia el extremo más posterior de la ZAM, hasta alcanzar las tres cinetias de cada membranela el mismo tamaño y número de cinetosomas. Cuando las tres cinetias de cada membranela tienen el mismo número de cinetosomas, la longitud de la membranela es como término medio, de $5,2\mu\text{m}$.(Fig.28).

La formación paroral consta de dos zonas similares a las descritas en Rlenharisma americanum:

- a) una zona anterior, desde el polo apical del ciliado hasta las proximidades del embudo bucal. Esta zona tiene una longitud media de $59,6\mu\text{m}$. Esta formada por una fila de cinetosomas que constituye una cinetia sencilla.(Fig.27).
- b) una zona posterior, limita el embudo bucal junto con la zona posterior de la zona adoral de membranelas. Esta formada por pares de cinetosomas que constituyen una haplocinetia, parecida a la haplocinetia de la zona posterior de la formación paroral de B. americanum. Esta haplocinetia tiene una longitud media de $8,32\mu\text{m}$.(Fig.28).

Datos sobre la morfogénesis de *Blepharisma galianoi* FERNAN
DEZ-LEBORANS 1979

El primordio oral de *B. galianoi* se forma muy cerca de la zona adoral de membranelas (ZAM) primitiva. Este primordio aparece justamente a la derecha de la cinetia suboral que se encuentra en una posición inmediatamente posterior a la cinetia paroral primitiva. Este anlage ocupa más o menos, en principio, el doble del espacio que existe entre dos cinetias somáticas consecutivas; este primordio oral o anlage es un campo anárquico de cinetosomas, como una banda alroada en la dirección del eje anteroposterior del ciliado. La parte anterior de este campo, cercana a la zona adoral de membranelas primitiva, es de contorno rectangular. La parte posterior de este campo es aguzada con forma de y; esta parte posterior parece terminar en el extremo anterior de la cinetia somática que se encuentra justamente detrás del anlage.(Fig.29).

En una fase más posterior, se observa un espacio sin cinetosomas a la derecha del campo de cinetosomas que constituye el primordio oral; sobre este espacio se formará un nuevo campo de cinetosomas (A1) muy estrecho, que dará lugar a la futura cinetia paroral del opisto. El otro campo, formado desde el comienzo de la morfogénesis, a la izquierda del campo A1, lo hemos denominado A2 y es el que dará lugar a la futura zona adoral de membranelas del opisto.(Fig.30).

El macronúcleo único, no experimenta ningún cambio hasta el comienzo de la escisión citoplasmática. Posteriormente se

observa que los cinetosomas del campo A2 se organizan formando cortas filas sencillas de cinetosomas, paralelas entre sí y perpendiculares al eje anteroposterior del ciliado. El espacio entre los dos campos, A1 y A2, dará lugar al peristoma del opisto. El campo A1 se adelgaza y más adelante se dispone formando, únicamente, dos filas de cinetosomas. A la vez, las filas de la futura zona adoral de membranelas se dividen y se hacen dobles, tendiendo a formar el modelo definitivo de las membranelas del opisto.(Fig.31).

LA MORFOLOGÍA DE Blenharisma castellanum sp. nov.

Teniendo en cuenta los estudios más recientes sobre la sistemática del género Blenharisma (Hirshfield 1965; Wilfert, 1971 y Giese, 1973), no podemos asignar a ninguna de las especies conocidas de este género, los ejemplares que vamos a describir a continuación. Por ello, han sido incluidos en una nueva especie.

Estos ciliados heterotricos tienen aspecto alargado, con la parte anterior aguzada y curvada hacia el lado izquierdo del organismo. El extremo posterior es redondeado y en él se sitúa la vacuola contráctil, que da a esta zona un aspecto más claro que el del resto del ciliado. El tamaño del organismo es de 96-108 X 23-34 μm . La mayor anchura se encuentra, aproximadamente, en el ecuador del ciliado. El macronúcleo es relativamente grande y en muchos casos más largo que la tercera parte de la longitud del organismo; este macronúcleo se dispone, más o menos, según el eje anteroposterior del ciliado y es de forma sigmoidea, alargado, con los extremos anterior y posterior aguzados. El tamaño del macronúcleo es de 32-38 X 7-8 μm . El micronúcleo, único, se encuentra en una escotadura del macronúcleo; esta escotadura se encuentra separada del extremo anterior del macronúcleo, aproximadamente un tercio de la longitud total del macronúcleo. Este micronúcleo, esférico, tiene un diámetro aproximado de 3,5 μm . (Fig. 32).

La ciliación somática.-

La superficie somática de B. castellanum esta recubierta por 22 cinetias que se disponen entre el polo anterior, la región oral y el polo posterior del ciliado. Estas cinetias aparecen formadas por pares de cinetosomas. Este hecho no es extraño, pues ya hemos comprobado que también existen pares de cinetosomas somáticos en otros ciliados heterotricos, como en Caenomorpha medusula (Fernández-Galiano y Fernández-Leborans, 1979). Uno sólo de los dos cinetosomas del par, el más posterior, dispone de un cilio. A partir de este cinetosoma más posterior, se desarrolla un derivado corto y grueso que se sitúa a la izquierda del cinetosoma; se trataría de una fibra transversa. Este mismo cinetosoma dispone también de un haz de microtúbulos postciliares, más largo y estrecho que la fibra transversa, que se sitúa en el lado derecho del cinetosoma y se dirige hacia el polo posterior del ciliado. Dependiendo del cinetosoma más anterior del par, se observan microtúbulos postciliares y un derivado parecido a la fibra transversa del cinetosoma posterior, pero no tiene la misma orientación que esta fibra. Este derivado se desarrolla a partir del lado anterior izquierdo del cinetosoma y forma un ángulo aproximado de 90° con la fibra transversa del cinetosoma posterior; suponemos que se trata de un haz de microtúbulos parecido al que constituye una fibra transversa. (Figs. 33, 34).

Por otra parte, en algunas preparaciones,

hemos observado un aspecto diferente de la superficie somática, sobretodo en las áreas cercanas a los polos anterior y posterior del ciliado. Los pares de cinetosomas de las cinetias somáticas tienen la disposición y los derivados que acabamos de describir, pero en el lado derecho del par aparece una estructura de forma, más o menos, oval; suponemos que se trata de tricocistos asociados uno a cada par de cinetosomas somáticos. (Figs. 35 y 36).

La ciliación oral.-

La zona oral de este organismo esta formada por dos estructuras: la zona adoral de membranelas (ZAM) y la cinetia paroral (CP).

La zona adoral de membranelas (ZAM) se dispone desde el polo anterior hasta cerca del ecuador del ciliado. Tiene una longitud media de $43\mu\text{m}$ y esta formada por 34 membranelas. Cada membranela (de $4,2\mu\text{m}$ de longitud, por término medio), esta compuesta por tres cinetias o filas de cinetosomas; cada fila dispone de 14-16 cinetosomas. Las tres filas son iguales en longitud y número de cinetosomas. Este hecho contradice la observación de Tuffrau (1967), según la cual, las membranelas del género Blepharisma están formadas por dos cinetias largas y una corta. La parte más posterior de la ZAM rodea al citostoma por su lado izquierdo, a la altura del tercio anterior del macronúcleo. (Fig. 37).

La cinetia paroral (CP) se extiende desde

el polo anterior hasta el citostoma del ciliado; en la mayor parte de su recorrido es paralela a la ZAM y en la región del citostoma se separa de ella para rodear la cavidad bucal por su lado derecho, quedando adyacentes los extremos más posteriores de la cinetia paroral y de la zona adoral de membranelas. En esta zona posterior de la región oral, hemos observado que la cinetia paroral esta compuesta por dos filas de cinetosomas que, a veces, dan la imagen de una haplocinetia. (Fig.38).

Las formaciones fibrilares de la región oral se desarrollan tanto a partir de la zona adoral de membranelas (ZAM) como a partir de la cinetia paroral (CP). A lo largo de la ZAM y en su base se dispone una gruesa fibra a la que denominamos fibra submembranelar (FSM). A partir de esta fibra se desarrollan unas ramificaciones, cada una de las cuales se sitúa paralelamente y por debajo de cada membranela; hemos denominado a estas fibras ramificaciones membranelares (RM). Entre las ramificaciones membranelares y a nivel de cada cinetosoma de las cinetias que constituyen la membranela, se establecen conexiones fibrilares que hemos llamado ramificaciones intermembranelares (RII). (Fig.39).

En cuanto a la cinetia paroral, existe una fibra que acompaña en toda su longitud y es paralela a esta cinetia; esta gruesa fibra es la fibra subparoral (FSP); a partir de esta fibra se desarrollan unas ramificaciones, más o menos perpendiculares a ella y relativamente largas que denominamos ramificaciones subparorales (RSP); estas fibras muy juntas forman una especie de velo que recubre la cavidad bucal del ciliado por su lado derecho. (Figs.38,40).

LA FAMILIA Metopidae KAHN, 1927.

Fam. METOPIDAE KAHN 1927

Formas primitivas con ciliación somática contituida por cinetias meridianas no contráctiles y ciliación bucal representada por una banda derecha de membranelas poco diferenciadas. Triquitos en la superficie de las bandas que separan las cinetias. Corta membrana ondulante en el borde izquierdo de la faringe (Villeneuve-Brachon, 1940). La parte anterior del cuerpo esta torcida peculiarmente hacia la izquierda (Jankowski, 1964). Ciliados sapropelebiontes con armadura pelicular (excepto Tropidoatractus). Cinetoma diferenciado en tres áreas: somática (para el movimiento), bucal (para la nutrición) y perizonal; esta última consiste en cinco cinetias juntas que se disponen junto a la ZAM, permitiendo la intensificación del agua que corre en el área oral. Macronúcleo sencillo, micronúcleo sencillo advacente. Incluye individuos de agua salada, donde habitan en el detritus (Tucolesco, 1962), en la arena o en el intestino de equinos norteamericanos.

GENEROS

Según Kahl (1935): Tropidoatractus, Palmarium, Ludio, Bryometopus (2 especies), Caenomorpha (3 especies), Metopus (40 especies), Trochella.

Según Villeneuve-Brachon (1940): Bryometopus KAHN 1932, Metopus CLAPARÈDE y LACHMANN 1858, Tropidoatractus LEVANDER 1894, Caenomorpha PERTY 1852, Ludio PENARD 1922 Trochella PENARD 1922, Palmarium CAJENSKAIA 1925.

Según Jankowski (1964): Metopus CLAPAREDE Y LACHMANN 1858, Bothrostoma STOKES 1887, Brachonella JANKOWSKI 1964, Tropidoattractus LEVANDER 1894, Tesnospira JANKOWSKI 1964, Palmarium GAJENSKAIA 1925.

Según Corliss (1977, 1979): Bothrostoma STOKES 1887, Brachonella JANKOWSKI 1964, Metopus CLAPAREDE Y LACHMANN 1858, Palmarella JANKOWSKI 1975, Spirorhynchus DA CUNHA 1915, Tesnospira JANKOWSKI 1964, Tropidoattractus LEVANDER 1894.

Dentro de esta familia hemos estudiado el género Metopus.

EL GENERO Metopus CLAPARÈDE Y LACHMANN 1953.

El género Metopus CLAPAREDE Y LACHMANN 1858

Las descripciones más actuales de este género se deben a Jankowski (1964). No hemos encontrado datos bibliográficos posteriores sobre la morfología de este género y al parecer (De Puytorac, comunicación personal) no existen, desde los estudios de Jankowski (1964), trabajos sobre la morfogénesis y las estructuras morfológicas de estos organismos. Por lo tanto nos basaremos para nuestras observaciones en los datos aportados principalmente por Villeneuve-Brachon (1940) y por Jankowski (1964). Por otro lado estos autores no muestran pruebas fotográficas de los ejemplares estudiados, por lo que se podría decir que nuestras fotos, ya inéditas en cuanto al método de impregnación argéntica utilizado (Fernández-Galiano, 1976) son, además, por su diversidad y por las estructuras morfológicas que muestran, las primeras de este tipo de ciliados heterotricos.

En la zona de agua cuya ecología hemos considerado (embalse de Santillana, Manzanares El Real, Madrid) hemos encontrado dos especies de Metopus: Metopus es y Metopus striatus. Ambas especies presentan muchas dificultades para ser mantenidas en cultivo separadamente; por ello, han sido estudiadas directamente, a partir de muestras enriquecidas mediante trigo. En estas muestras convivían los organismos de las dos especies de Metopus (es y striatus) con otros cilia

dos típicos de una comunidad polisapróbica, como Caenomorph
medusula, Vorticella microstoma v Epalxis mirabilis.

El género Metopus se caracteriza por:

El cuerpo es alargado, asimétrico, debido a la torsión de la zona anterior izquierda. El peristoma forma una banda subanterior espiralizada. El citostoma es subanterior o subecuatorial. Existen muchas especies con tricocistos. En general carecen de espinas, cirros y armadura. Existen dos subgéneros: Metopus s.s. (con cuatro especies agrupadas alrededor de M. es) y Urostomides JANKOWSKI (con cuatro especies agrupadas alrededor de M. striatus). En el primero, la parte anterior del cuerpo es mucho más corta que la posterior; en el segundo el cuerpo es ovoide o romboide, la parte anterior del cuerpo es igual a la posterior y la cavidad bucal y el citostoma son ecuatoriales.

La morfología de Metopus es (O.F. MULLER 1782) KAHL 1932

Los ejemplares de esta especie son alargados y presentan una torsión en sentido horario, en la parte anterior, que da lugar a que el cuerpo sobresalga un poco hacia el lado izquierdo en esta zona. La torsión divide al cuerpo en dos partes: anterior (desde la extremidad anterior hasta el nivel del citostoma) y posterior (desde el citostoma hasta el polo posterior del ciliado). La superficie del cuerpo esta recubierta por tricocistos y gránulos de pigmento que forman bandas. Estas bandas están situadas entre las cinetias somáticas, entre las cinetias del área ciliar perizonal (PCS) y entre las membranelas de la ZAM (figs. 41 y 42). El tamaño de los ejemplares es de 125-150 X 55-60 μ m. Presenta entre 23 y 28 cinetias somáticas que se disponen según el eje anteroposterior del ciliado, en la parte posterior y en la parte anterior se curvan siguiendo la torsión del cuerpo en esa zona (fig.43). El macronúcleo, único, es más o menos oval con un tamaño de 35-40 X 12-18 μ m. El micronúcleo también es único y se sitúa junto al macronúcleo; es esférico y tiene 4,5-5 μ m de diámetro.

La región oral se sitúa en la zona más posterior de la parte anterior del ciliado, limitando esta parte anterior de la posterior del cuerpo. Inmediatamente delante de la región oral se sitúan cinco cinetias, más juntas que el resto de las cinetias somáticas y curvadas siguiendo la torsión del cuerpo; estas cinco cinetias forman la banda ciliar perizonal (PCS, Jankowski 1964). La región oral consta de: 1) una cinetia pa-

oral (CP), corta que se situa en la cara superior derecha del citostoma; 2) una zona adoral de membranelas (ZAM), formada por unas 38-46 membranelas. Se dispone desde el lado izquierdo hasta el lado derecho del ciliado, curvándose de forma que el extremo derecho es más posterior que el izquierdo. Cada membranela tiene una longitud media de $17,3\mu\text{m}$ y esta formada por una fila sencilla de cinetosomas (18-20 por término medio)(fig.44).

Existe un sistema mionémico-fibrilar que forma parte de la superficie oral y somática. En la superficie somática las fibras forman un enrejado menos definido que el del sistema mionémico somático de Stentor (SMS Fernández-Leborans, 1979). Son evidentes los mionemas primarios somáticos (Pmys), paralelos a las cinetias somáticas; en algunos de estos mionemas primarios somáticos se observan nodos de condensación. Las ramificaciones transversales somáticas (CBs) no se presentan tan definidas como los mionemas primarios somáticos (fig.44). Cerca de la ZAM los mionemas somáticos no se reúnen en una fibra común, como ocurre en Stentor, sino que conectan directamente, uno o dos mionemas primarios somáticos con una fibra, que se sitúa por debajo y a lo largo de cada membranela y que denominamos fibra submembranelar (FSM). Hay una de estas fibras (más gruesas que los mionemas somáticos), por cada membranela. Las fibras submembranelares conectan entre sí por finas ramificaciones, más o menos perpendiculares a ellas, que denominamos ramificaciones intermembranelares (RIM)(fig.44).

LA MORFOLOGÍA DE Metopus striatus Mc MURRICH 1934

Los ejemplares de esta especie están aplastados dorsoventralmente. El cuerpo es redondeado y presenta una torsión mayor que la de M. es. El tamaño de los ejemplares es de 85-110 X 46-62 μm . El macronúcleo es esférico o ligeramente oval y mide 24 μm de diámetro, por término medio. El micronúcleo es esférico, único y se sitúa junto al macronúcleo; tiene un diámetro de 3,5-4 μm . La superficie del organismo está recubierta por bandas de tricocistos que se sitúan entre las cinetias somáticas y entre las áreas ciliares orales; además de tricocistos existen gránulos de pigmento que forman parte de estas bandas. El número de cinetias somáticas es de 22-24. Los cinetosomas de estas cinetias somáticas muestran, en nuestras preparaciones, que disponen de un derivado corto y grueso, aguzado en su extremo distal; suponemos que este derivado es una fibra transversa. Los cinetosomas somáticos poseen cilios que tienen una longitud de 14-16 μm . (Figs. 45, 46, 47 y 48).

Al lado de la región oral, existe un grupo de cinco cinetias, muy juntas, que forman la banda ciliar perizonal (PCS) (Janhowski, 1964). La banda ciliar perizonal y la región oral son las estructuras que muestran más claramente la torsión del ciliado. En el lado ventral, se sitúan el extremo anterior de estas formaciones (PCS y región oral), cerca del polo anterior del ciliado y el extremo posterior (donde se encuentra el citostoma), cerca del polo posterior del

ciliado. En el lado dorsal, la banda ciliar perizonal y la región oral ocupan, más o menos, el ecuador del ciliado.

La región oral esta formada por dos estructuras principales: la cinetia paroral (CP) y la zona adoral de membranelas (ZAM).

La cinetia paroral (CP) es mucho más corta que la zona adoral de membranelas. Uno de sus extremos rodea el citostoma y queda junto al extremo más posterior de la ZAM; el resto de la cinetia paroral tiene un trayecto paralelo a la ZAM y no llega más allá de la distancia que corresponde a las ocho membranelas más posteriores. Tiene una longitud de $21\mu\text{m}$, por término medio y esta formada por una fila sencilla de cinetosomas, de la que parten cilios cuya longitud media es de $11\mu\text{m}$. (Fig.49).

La zona adoral de membranelas (ZAM) se sitúa a todo lo largo de la región oral y es inmediatamente posterior y paralela a la banda ciliar perizonal. Esta formada por 34-40 membranelas. Cada una de estas membranelas tiene una longitud de $6-9\mu\text{m}$ y esta formada por cuatro cinetias paralelas y de igual longitud a la de la membranela. Cada fila o cinetia de la membranela dispone de 16-18 cinetosomas. Hay que destacar que la estructura cinetosómica de las membranelas de Metopus no ha sido descrita hasta el presente. Existe una notable diferencia entre las membranelas de M. es y de M. striatus, especies que son representativas de los dos subgéneros de Metopus. En M. es la membranela sólo tiene una fila de cinetosomas y en M. striatus la membranela

dispone de cuatro filas de cinetosomas (fig.50).

En la región oral de M. striatus existe un sistema fibrilar que acompaña a la zona adoral de membranelas y a la cinetia paroral. A lo largo de la ZAM y a nivel de la parte posterior de las membranelas (aproximadamente 4-5 cinetosomas antes del extremo posterior de las membranelas), se sitúa una fibra que denominamos fibra submembranalar (FSM); esta fibra submembranalar presenta, en determinados segmentos de su recorrido, nudos de condensación que le dan aspecto estriado (fig. 50). A partir de esta fibra, a la altura de cada membranela, se disponen dos subfibras: a) una anterior que recorre el segmento anterior de la membranela, desde el extremo anterior de ésta hasta la fibra submembranalar; b) una posterior mucho más corta que la otra, recorre el segmento posterior de la membranela, desde la fibra submembranalar hasta el extremo posterior de la membranela (el recorrido equivalente a los 4-5 cinetosomas más posteriores). Estas subfibras conectan entre sí mediante ramificaciones intermembranalaras (RIM) muy finas, semejantes a las de M. es (figs.50 y 51).

Paralelamente a la cinetia paroral y por debajo de ella se sitúa una fibra a la que hemos denominado fibra subparoral (FSP)(fig.52). Los cinetosomas de la cinetia paroral se relacionan con esta fibra mediante finas conexiones. Además, existen fibras que relacionan la fibra submembranalar con la fibra subparoral (fig.51), a las que hemos denominado fibras peristomales (FP).

LA FAMILIA Stentoridae CARUS 1863.

Fam. STENTORIDAE CARUS 1863

El campo peristomático es ciliado y según Kahl (1935) carece de membrana ondulante. El campo peristomático esta desdoblado en dos. Los infusorios viven libres o segre gan una cubierta gelatinosa y de gruesa pared (Kahl, 1935). Infusorios pigmentados más o menos contráctiles, en los que la ciliación general esta formada por cinetias numerosas y juntas, con cilios finos y densos. En las especies contráctiles, los cinetosomas tienen largas fibrillas. Una espira muy arrollada de cortas pero fuertes membranelas engloba, alrededor del polo anterior, una zona donde las cinetias siguen la misma dirección que la espira (Villeneuve-Brachon, 1940). Estomatoqénesis apocinetial. Cuerpo en forma de trompeta, altamente contráctil. Pueden tener zooclorelas simbiosis; algunas especies con lorica mucilagínosa. Típicos de agua dulce (Corliss, 1979).

GENEROS

Según Kahl (1935) y Villeneuve-Brachon (1940): Climacostomum STEIN 1869, Fabrea HENNEGUY 1890, Stentor OKEN 1815.

Según Corliss (1977, 1979): Stentor OKEN 1815, Incertae sedis: Parastentor VUXANOVICI 1961, Stentoropsis DOGIEL y BYCHOWSKY 1934.

Dentro de esta familia hemos estudiado el género Stentor.

EL GENERO Stentor OKEN 1315.

Incluye especies cuyos ejemplares han sido estudiados desde el siglo XVIII (Trembley, 1744). Su gran tamaño y su forma característica de trompa, ha hecho que se denominase "rey de los ciliados" (Corliss, 1979). Los trabajos relativos a la morfología, morfoqénesis y fisiología de este género son muy numerosos. El más importante de estos trabajos es una monografía sobre el género debida a Tartar (1961). Hay que destacar los estudios sobre morfología de Lieberkuhn (1857), Jonhson (1893), Schuberger (1905), Fauré-Fremiet y Rouiller (1955, 1953) a la microscopia electrónica de transmisión, Grain (1963), Huang (1970) y Newman (1974) a la microscopia electrónica de barrido. En cuanto a la morfoqénesis hay que citar a Moxon (1869), Cox (1876), Neresheimer (1903), Stevens (1903), Causin (1931), Schwartz (1935), Weisz (1949), Tartar (1953), Uhlig (1960), De Terra (1964), Koniq (1967), Tartar (1968), Neviackas y Margulis (1969), Webb (1969), Bussers (1970), Schulte y Schwartz (1970), Paulin (1971) y Wenzel y Liebsch (1975). Los trabajos más importantes relativos a la fisiología de Stentor se deben a Randall y Jackson (1958), Bannister y Tatchell (1968), Huang y Pitelka (1973) y Haller (1977). Nosotros hemos estudiado una sola especie, la más común, Stentor coeruleus, sobre la que se han realizado la mayoría de las investigaciones. Es uno de los ciliados heterotricos donde más claramente hemos podido comprobar que existe una gran dependencia morfológica y funcional entre los componentes corticales del organismo.

La morfología de Stentor coeruleus EHRENBURG 1830

Uno de los ciliados más estudiados es Stentor coeruleus. Se han realizado numerosos trabajos acerca de su morfología, morfogénesis, infraciliación y fisiología (véase Corliss 1961, 1979). Sin embargo, creemos que varios aspectos de este heterotrico no están suficientemente claros. Uno de estos aspectos se refiere a la formación fibrilar y mionémica que caracteriza la superficie cortical de S. coeruleus; esta formación es tratada en detalle a continuación.

MORFOLOGIA GENERAL

El tamaño de este ciliado heterotrico es uno de los mayores dentro de los Protozoos. En vivo puede alcanzar longitudes de más de 1 mm, pero los métodos de fijación que hemos utilizado (formol puro para el método de impregnación del carbonato de plata amoniacal piridinado de Fernández-Galiano, Bouin-Allen para el método del Protargol- Tuffrau), determinan la contracción del cuerpo reduciéndolo a una longitud entre 525 y 285 μ m. (Fig.53).

La formación macronuclear de este ciliado se dispone formando una cadena de nodos, cuyo número varía en el adulto entre 6 y 14. Cada nodo granular, irregularmente impregnado, tiene un tamaño que oscila entre 31 y 57 μ m.

Existen tres tipos de estructuras que consideraremos en detalle: la ciliación somática, la ciliación oral y el sistema mionémico.

La ciliación somática.-

Esta formada por cinetias que se disponen desde la zona anterior, cerca de la zona adoral de membranelas (ZAM) hasta el pie del ciliado. Con cada nueva ramificación del sistema mionémico, desde el pie hacia el ecuador del ciliado, aparece una nueva cinetia somática, por lo que el número de cinetias somáticas, en el ecuador, es mayor que en el pie del organismo. En el pie el número de cinetias somáticas observadas, es como máximo 48, mientras que el número de estas cinetias en el ecuador, es como término medio, 66. (Fig.54).

Cada cinetia somática es una fila sencilla de cinetosomas con sus derivados; entre estos derivados el más patente es una estructura alargada, que se sitúa junto con las de los demás cinetosomas de la misma cinetia, a la derecha y paralela a ella. Esta estructura, claramente visible con la impregnación al Protargol-Tuffrau, ha sido descrita como fibras postciliares (Daniel y Mattern, 1965; Grain, 1967; Tuffrau, 1967). Por su parte Villeneuve-Brachon (1940) y Randall y Jackson (1958) hablan de cinetodesmos al referirse a esta estructura; Bannister y Tatchell (1968) se refieren, en este caso, a fibras Km y Haller (1977) identifica a las fibras Km con los microtúbulos postciliares. Sleigh (1973) describe que " una fila de nueve o más microtúbulos surge del triplete 9 del cinetosoma (en la posición de los microtúbulos postciliares) y se sitúa a la derecha junto con otras varias filas de microtúbulos. Este largo paquete de microtúbulos se dispone a lo largo de la cara derecha de la

fila de cinetosomas, en la posición de los cinetodesmos es triados de otros ciliados". Sobre esto último habría que añadir que el grupo de microtúbulos postciliares esta alineado como los cinetodesmos de otros ciliados (p. ej. Paramecium), pero el sentido de salida de estos derivados del cinetosoma, es opuesto al del cinetodesmo. Esta es una forma de distinguir, a la microscopia óptica, los microtúbulos postciliares de las fibras cinetodésmicas.(Fig.55).

En nuestras preparaciones realizadas con la técnica de Fernández-Galiano (1976), hemos podido observar que existe otro derivado cinetosómico en los cinetosomas de las cinetias somáticas; este derivado es corto y grueso y se sitúa a la derecha del cinetosoma. Podría tratarse, bien de raíces ciliares de acuerdo con Tuffrau (1967), o bien de fibrillas microtubulares transversas (Sleigh, 1973). Además, hemos comprobado la existencia de un par de sacos parasomales, al lado de cada cinetosoma de las cinetias somáticas. (Fig.56).

La ciliación oral.-

Esta formada por tres estructuras principales: la zona adoral de membranelas (ZAM), la cinetia paroral (CP) y el campo frontal (CF) (figs. 57 y 58).

La ZONA ADORAL DE MEMBRANELAS (ZAM) rodea y delimita la parte anterior del ciliado. En la región medioventral se encuentra el extremo derecho de la ZAM. El extremo izquierdo de esta estructura se arrolla en sentido horario para formar parte del embudo bucal (fig.59). La ZAM esta formada por membranelas. Fauré-Fremiet y Rouiller (1955), basándose en la microscopía electrónica de transmisión, han mostrado que cada membranela esta compuesta por dos filas breves y paralelas de cinetosomas. Según Randall y Jackson (1958) cada membranela posee tres filas de cilios, excepto en la región bucal donde hay dos. Para Tuffrau (1967), estas membranelas se componen de dos filas de cinetosomas. Newman (1974), basándose en la microscopía electrónica de barrido, indica que cada membranela esta formada por cerca de sesenta cilios, ordenados en tres filas de veinte (dos filas de veinte en el embudo bucal). Nosotros hemos observado que cada una de las membranelas de la ZAM esta formada por un par de cinetias paralelas y de igual longitud (fig.60). Cada membranela tiene una longitud media de $11,5\mu\text{m}$ y sus dos cinetias están formadas por 30-35 cinetosomas. En el embudo bucal el conjunto de membranelas se torsiona, contribuyendo a delimitar el espacio interno (figs.61,62). Cerca del citostoma la longitud y el número de cinetosomas de las membranelas es menor, de tal forma que la membranela más cer

cana al citostoma, tiene aproximadamente un tercio de la longitud de las membranelas más anteriores.(Fig.63).

La CINETIA PARORAL (CP) se sitúa junto a la ZAM y esta formada por una fila de cinetosomas, cada uno de los cuales dispone de un derivado corto y grueso, que aparece claramente impregnado en las preparaciones realizadas con la técnica de Fernández-Galiano (1976). Suponemos que este derivado es una fibra transversa. (Fig.64).

El CAMPO FRONTAL (CF) esta delimitado por la ZAM. Se compone de cinetias que siguen la dirección de la ZAM; cada una de estas cinetias es una fila de cinetosomas, cuyos microtúbulos postciliares forman una banda parecida a la que se observa en las cinetias somáticas. (Fig.65).

LAS FIBRAS EN LA SUPERFICIE SOMÁTICA DE S. coeruleus

El sistema fibrilar que se hace más patente con las impregnaciones argénticas, es el sistema mionémico. Este sistema aparece formado por un grupo de gruesas fibras, que se disponen alrededor de un área en la zona posterior del ciliado; en esa zona existen entre 30 y 48 mionemas principales que se ramifican hacia la región anterior del cuerpo. Numerosos autores han estudiado los mionemas de Stentor, desde Lieberkuhn (1857) hasta Haller (1977). Los mionemas principales presentan bandas transversales más oscuras que indicarían su contracción que tiene lugar, entre otras ocasiones, cuando se fija al ciliado (fig.66). Al lado de estos mionemas principales se sitúan las cinetias somáticas, una por cada mionema (fig.54). A partir de una zona más o menos subecuatorial, donde la ramificación de los mionemas principales es más acusada, hemos observado, en las preparaciones obtenidas con la técnica de Fernández-Galiano (1976), que existe un sistema mionémico que forma un enrejado; este enrejado se extiende desde la mencionada zona subecuatorial, hasta la parte anterior del ciliado, junto a la ZAM. (Fig.67).

La disposición de este sistema mionémico somático en enrejado (SMS), se parece a la que existe en el campo frontal y que describimos más adelante. Hay unos mionemas anteroposteriores que acompañan y son paralelos, cada uno, a una cinetia somática; se trata de mionemas primarios (Pm₁) somáticos. Existen mionemas transversales (CB_s) somáticos que relacionan entre sí los mionemas primarios somáticos. Finas pro

longaciones de estos mionemas anteroposteriores o primarios
conectan con los cinetosomas somáticos.

LAS FIBRAS DE LA SUPERFICIE ORAL DE S. coeruleus

A nivel de la ZAM, el sistema mionémico somático (SMS) termina en una fibra común que hemos llamado fibra perimembranalar (FPM). Esta fibra es gruesa y continúa en las preparaciones obtenidas con la técnica de Fernández-Galiano (1976); se sitúa paralelamente y acompañando en toda su longitud a la ZAM (figs. 67 y 68). A partir de la fibra perimembranalar se dispone un conjunto de fibras más o menos perpendiculares a ella y por debajo de cada cinetia de cada membranalar; estas fibras, gruesas y con nodos de condensación, son las fibras submembranalaras (FSM)(fig. 70). Las FSM establecen conexiones con los cinetosomas de las membranalaras; estas conexiones corresponden a las fibras subadorales de Tuffrau (Pa, 1967)(fig. 69) que equivalen al conjunto de los "triángulos" de Schu berg (1905), observados en este mismo ciliado.

Considerando ahora la región que hay desde la ZAM hacia el campo frontal, hemos observado que allí existe un sistema mionémico parecido al sistema mionémico somático (SMS). Las fibras submembranalaras (FSM) paralelas a las membranalaras, se reúnen en una fibra común paralela a la ZAM que denominamos fibra adoral (FAD); bajo la cinetia adoral hay otra fibra que llamamos fibra subadoral (FSP). La fibra adoral (FAD) y la fibra subadoral se encuentran muy juntas y paralelas. A partir de la fibra subadoral (FSP), se desarrolla un sistema mionémico en enrejado, con mionemas primarios (Pmv), paralelos a las cinetias del campo frontal y ramificaciones en cruz (CR), más o menos perpendiculares a los mionemas primarios. En

nuestra opinión, esta estructura mionémica, sólo observada al microscopio óptico con la técnica de Fernández-Galiano (1976), coincide con la descrita por Newman (1974) con ayuda del microscopio electrónico de barrido. Además hemos observado la existencia de conexiones muy finas, entre los mionemas primarios (Pmy) y los cinetosomas de las cinetias del campo frontal; hemos denominado a estas conexiones, cx. (Figs. 70 y 71).

Tanto en la red mionémica del campo frontal como en el sistema mionémico somático (SMS), existen unos ensanchamientos que dan aspecto arrosariado al mionema. Neresheimer (1903) describe en Stentor unas fibrillas exteriores a las que llama neurófanos, que presentan zonas de engrosamiento que les dan aspecto arrosariado. Según Newman (1974) estos ensanchamientos o salientes pueden corresponder a pequeños cuerpos densos asociados a la membrana mionémica, o por otro lado, pueden representar conexiones entre la membrana del mionema y el retículo endoplasmático advacente. De cualquier forma, para nosotros estos engrosamientos mionémicos sólo se presentan en la zona media y anterior del cuerpo, mientras que las zonas claras y oscuras de los mionemas principales posteriores de Stentor, se deberían a la contracción y representarían algo parecido a las bandas oscuras (M) y a las zonas claras (L) de los mionemas de los acantarios (Fèvre, 1971).

Conclusiones.-

La superficie cortical de Stentor presenta dos tipos de estructuras principales:

- a) Una estructura de carácter ciliar que constituye la ciliación oral y la ciliación somática, ambas compuestas por cinetosomas. En el campo frontal y en la superficie somática, los cinetosomas disponen de derivados que constituyen paquetes de microtúbulos postciliares.
- b) Un sistema mionémico, más profundo que la porción ciliar, formado por un enrejado oral y somático que conecta con los cinetosomas.

Si observamos las microfotografías de Fauré-Fremiet (fig.2, 1958) y las de Haller (fig.2, 1977), comprobamos que existe un gran parecido entre lo que Fauré-Fremiet llama mionema ectoplásmico y lo que Haller denomina Km-fibras o fascículos postciliares microtubulares. Probablemente la interpretación de Fauré-Fremiet (1958) no es exacta y sería más verídica la interpretación de Haller (1977), que es apoyada parcialmente por los trabajos de otros autores (Bannister y Tatchell, 1969; Grain, 1969).

La técnica del Protargol (Tuffrau 1967), permite observar con detalle, los microtúbulos postciliares y las fibras subadorales; sin embargo, no permite observar el sistema mionémico que existe en la parte media y anterior del ciliado, incluida la zona oral. Por ello, no se aprecia una continuidad, mediante algún tipo de estructura, entre las cinetias somáticas y las membranelas de la

ZAM. De esta forma, las fibras subadonales descritas por Tuffrau (1967), se ven en las preparaciones realizadas con la técnica del Protargol, como estructuras aisladas en el conjunto ectoplasmático, sin estructuras que las relacionen ni con el resto de la zona oral, ni con la superficie somática. Mediante el método de Fernández-Galiano (1976), se obtienen preparaciones en las que la impregnación argéntica es más profunda; esto permite describir la morfología cortical de S. coeruleus como un todo, donde los cinetosomas conectan con los mionemas que, a su vez, constituyen una red oral y somática. Según Huang (1970) y Bannister y Tatchell (1968), se sospecha que los paquetes microtubulares postciliares tienen que ver con la extensión del animal después de la contracción, la cual se cree que es causada por los mionemas. (Fig.72).

MORFOGENESIS DE Stentor coeruleus

La multiplicación por escisión en Stentor ha sido observada por numerosos autores desde Trembley (1744) hasta Tartar (1958), Uhlig (1960) y Paulin (1971). Los primeros detalles microscopicos de este proceso fueron aportados por Stein (1867), Moxon (1869) y Cox (1876). También merecen ser destacadas las ilustraciones de Johnson (1893) y Schwartz (1935) y en cuanto a la formación de estructuras bucales, es muy importante el trabajo de Villeneuve-Brachon (1940),

Tartar (1961) considerando los trabajos precedentes y sus propias descripciones y restringiendo el proceso a Stentor coeruleus, indica que "el primer signo de la formación de una nueva individualidad es un ahondamiento de las líneas de pigmento sobre una diagonal en la región medioventral". Sobre este campo se formarían los nuevos orgánulos alimentarios. Por otro lado, Uhlig (1960) considera los ahondamientos de las cinetias de la zona ventral como testigos de la formación, en un meridiano definido, del nuevo sistema bucal. Nosotros hemos comprobado que estos ahondamientos corresponden a las ramificaciones del árbol mionémico que se desarrolla hacia el polo oral. Cada nueva ramificación supone la aparición de una nueva cinetia paralela y relacionada con ella (Sleigh 1973), que da la imagen de una separación o ahondamiento. Las ramificaciones se producen a distintos niveles respecto al ecuador del ciliado, no en un meridiano definido y son formaciones del adulto.

Las impregnaciones argénticas de ciliados que po seen gran cantidad de pigmento, con frecuencia no muestran las cinetias somáticas; este hecho también ha sido expuesto por Villeneuve-Brachon (1940) y nosotros hemos comprobado que ocurre en ciliados heterotricos como Stentor coeruleus, Metopus es v Metopus striatus. En estos casos sólo se muestran las bandas de pigmento alternando con bandas claras, correspondientes éstas últimas a las cinetias somáticas.

El primordio oral o anlage se desarrolla a partir de una corta cinetia que aparece en la zona ventral iz quierda, por encima del ecuador del ciliado. Esta corta cinetia ocupa el espacio que se produce entre dos cinetias so máticas que se separan ligaramente en este lugar. Probablemente esta cinetia sería el resultado de la división de algunos cinetosomas de cualquiera de las dos cinetias vecinas. En una etapa algo más tardía, este primordio esta formado por 4-6 cinetias cortas y paralelas que aparecen rodeadas de cinetosomas aislados, que se concentran sobre todo en los extremos anterior v posterior de este grupo de cinetias. El grupo de cinetias tiene entonces un diámetro aproximado de $37\mu\text{m}$ y se encuentra a una distancia aproximada de $34,5\mu\text{m}$ desde su borde anterior hasta el borde externo más cercano de la ZAM, que corresponde a la situación del comienzo del embudo bucal. (Figs. 73,74,75).

En una etapa más posterior, las impregnaciones con el método de Fernández-Galiano (1976), muestran que el conjunto de cinetias que forman el primordio oral. se ha desorganizado, observándose la diferenciación, desde etapas muy tempranas

en dos áreas: la que dará origen a la formación paroral (A1) y la que dará origen a la zona adoral de membranelas (A2). (Figs. 76 v 77). El paso de la imagen del grupo de cinetias y cinetosomas del anlage a las dos áreas diferenciadas debe ser muy rápido, ya que no hemos encontrado ninguna muestra de esta transición, ni la hemos observado en ningún trabajo anterior. Probablemente la organización de estas dos áreas se realiza gradualmente a partir del primordio formado por cinetias y cinetosomas aislados, sin que en ningún momento aparezca la totalidad de esta zona morfogénica, compuesta por un campo de cinetosomas sin ordenación. En principio, el área más delimitada es la que corresponde a la futura ZAM (A2) del opisto, mientras que la que corresponde a la futura cinetia paroral (A1), se encuentra menos diferenciada. En el área A2 los cinetosomas se agrupan formando filas sencillas y cortas, más o menos transversales al eje anteroposterior del ciliado. El área A1 aparece formada por una agrupación alargada de cinetosomas, ligeramente separada y situada en el lado derecho del área A2, a la cual acompaña en toda su longitud.

Correspondiendo con una etapa más posterior, las imágenes muestran que ambas áreas han alcanzado una mayor longitud, formando una banda que se desarrolla más o menos según el eje principal del ciliado, hacia el polo aboral (fig. 78). Su extremo anterior está separado de la zona adoral de membranelas (ZAM) del futuro prótero y en esa zona más anterior se observan cinetosomas dispersos delante de la primera fila, que es la más corta de las del área A2 (fig. 79). Lo mismo se observa en el extremo posterior del primordio,

donde también existe un pequeño grupo de cinetosomas dispersos (fig.80).

Posteriormente, el número de filas del área A2 aumenta desarrollándose la banda que forma el primordio hasta más allá del ecuador del ciliado. La distancia que separa a esta banda de la antigua 7AM se hace mayor. El extremo inferior de la banda alcanza la zona donde el árbol mionémico se ramifica más profusamente, es decir, en una zona distante aproximadamente $105\mu\text{m}$ del polo aboral.

Durante la formación del primordio oral, los nodos del macronúcleo empiezan a reunirse y su número se reduce hasta uno sólo de gran tamaño que se dividirá en dos, al separarse prótero y opisto (fig.81).

La banda que constituye el primordio oral se forma a la izquierda de una zona donde las cinetias somáticas se encuentran más juntas. Esta banda se curva en su parte posterior y rodea en parte a un grupo de estas cinetias somáticas más juntas, que darán lugar al futuro campo frontal del opisto (fig.82).

Más adelante, el área A1 se transforma de una agrupación alargada de cinetosomas en una sola fila de cinetosomas que constituirán la cinetia paroral del opisto.

En la zona más posterior de la banda que forma el primordio oral, la futura cinetia paroral se separa de las filas de cinetosomas del área A2, dejando un espacio donde se formará el embudo bucal del opisto (figs.83 y 84). Las cinetias de la nueva 7AM se reúnen de dos en dos, formando la estructura definitiva de las membranelas, a la vez que la

curvatura de esta hilera se hace mayor (fig.85). La torsión de esta nueva ZAM es mayor en su extremo posterior, en la zona donde esta estructura forma parte del embudo bucal.

La futura paroral toma aspecto sinuoso con vértices que se acercan a cada membranela. Cada uno de estos salientes representará, en el opisto, la relación entre fibras de la ZAM y fibras de la cinetia paroral y del campo frontal. Las cinetias del nuevo campo frontal, a nivel de la futura paroral, se curvan en sentido horario (fig.85).

El resto del proceso de división transcurre de acuerdo con lo descrito por Tartar (1961). La línea de escisión aparece en ambas caras del extremo anterior de la nueva estructura oral. El surco se mueve más lentamente hacia la zona posterior en la cara izquierda. La nueva estructura oral ha emigrado hacia zonas más posteriores acompañando al surco ectoplasmático. Queda una cola conectando el prótero y el opisto que se une al extremo aboral de la banda membranelar inferior.

Hay una disposición de las bandas de pigmento en el futuro campo frontal, según la orientación de las cinetias que se encuentran en esta zona. Hay que destacar que el nuevo campo frontal deriva directamente de cinetias somáticas, a pesar de que en el opisto forma parte de una estructura oral.

Es destacable la formación de:

- a) Un nuevo pie en el prótero.
- b) Zonas fundamentales de la nueva vacuola contráctil del opisto, sobre todo en su parte anterior.

El hecho de que la ciliación somática sea paralela a los mionemas que parten del pie v que éste se forme de nuevo en el prótero, quizá indicaría una posible reorganización cinetosómica somática en los hijos.

LA FAMILIA Caenomorphidae POCHÉ 1913.

Fam. Caenomorphidae POCHE 1913

Presenta los mismos caracteres que el suborden.

GENEROS

Según Jankowski (1964) y Corliss (1977, 1979):

Cirranter JANKOWSKI 1964, Ludio PENARD 1922, Caenomorpha PERTV 1952.

Nos hemos ocupado del género Caenomorpha y de una sola especie Caenomorpha medusula.

LA MORFOLOGIA DE Caenomorpha medusula PERTV 1852

Las descripciones más detalladas del género Caenomorpha (ciliado heterotrico de agua dulce), se deben a André (1912), Klein (1929), Villeneuve-Brachon (1940) y Jankowski (1964). A pesar de los excelentes trabajos de estos autores, no han quedado demostradas diversas particularidades de la infraciliación y el único estudio de este ciliado, a la microscopia electrónica, es un resumen publicado de Rodríguez de Santa Rosa (1976).

Morfología general.-

Los ejemplares de C. medusula presentan una zona anterior que constituye la mayor parte del organismo y que se encuentra torsionada en sentido horario alrededor de un eje axial cuya dirección coincide con la de la zona posterior del cuerpo. Esta zona posterior está formada por una espina acuzada.

La zona anterior tiene forma de campana cuyo borde está dispuesto en espiral, de modo que visto el ejemplar por su cara ventral, el extremo izquierdo está a un nivel más elevado que el derecho. El diámetro medio de esta zona en nuestros ejemplares es de $65 \times 56 \mu\text{m}$.

La zona posterior está formada por una espina cuya longitud media es de $42 \mu\text{m}$.

Los individuos de C. medusula que hemos estudiado poseen tres macronúcleos más o menos ovalados cada uno de los cuales mide, por término medio, $24 \times 16 \mu\text{m}$. (Figs. 86 y 87).

La infraciliación somática.-

Villeneuve-Brachon (1940) indica que " toda la superficie de la campana está recorrida por filas de cintosomas, oblicuas en la cara dorsal y horizontales en la cara ventral". Nosotros, al igual que Janowski (1964), hemos observado que no existe ciliación somática uniformemente repartida en C. medusula.

La estructura infraciliar más aparente es la zo-

na perizonal (ZP) . Se trata de una banda de cinetias relativamente cortas que se extiende sobre todo el borde externo de la campana, como ya ha sido observado por Villeneuve-Brachon (1940) y Jankowski (1964). Esta zona esta compuesta por un gran número de cinetias cortas, dirigidas oblicuamente hacia el borde de la campana.

Cada cinetia, de una longitud del orden de 15 μm , aparece compuesta por una veintena de pares de cinetosomas, por término medio. De cada par de cinetosomas parte una fibra que se dirige un poco anteriormente y luego perpendicularmente desde la cinetia hasta la cinetia vecina. El conjunto de estas fibras y de las cinetias forma un enrejado que tiene el aspecto típico de esta zona perizonal. Los cilios de esta región tienen una longitud media de 26 μm . Ellos son probablemente los encargados de la propulsión del organismo. (Figs. 88, 89 y 95).

En la parte media y anterior de la campana existen dos cinetias: CC1 y CC2. CC1 mucho más larga y curvada que CC2, tiene una longitud media de 39 μm . CC2 tiene una longitud media de 48 μm . Cada una de estas cinetias meridianas esta formada por dos filas de cinetosomas. Los cinetosomas de una de las filas están provistos de una gruesa fibra (en ciertos casos bifurcada en su extremo, con una longitud media de 5,4 μm) que suponemos que es una fibra transversa y también poseen una derivación corta (de 0,6 μm de longitud, aproximadamente) que llega a la altura del cinetosoma anterior de la otra fila. De cada cinetosoma de la otra fila. De cada cinetosoma de la otra fila parte un derivado de 3,3 μm , por término medio, de longitud.



tud, orientado en sentido inverso al de las supuestas fibras transversas de la fila de cinetosomas contigua. Las dos cinetias (CC1 y CC2) poseen cilios considerablemente más largos que los de la zona perizonal ($58\mu\text{m}$ de longitud por término medio). Suponemos que estos cilios actúan como un timón controlando la dirección del movimiento del ciliado. (Figs. 86, 91 y 92).

Otras cinetias se encuentran en la base de la espina (cinetias de la espina: CP). Son dos cinetias con una longitud media de $32,4\mu\text{m}$ que muestran una estructura muy parecida a la de las dos cinetias meridianas de la campana (CC1 y CC2). Los cilios de las cinetias de la espina (CP) son los más cortos de la ciliación somática ($12\mu\text{m}$ por término medio). (Figs. 89 y 90).

Infraciliación oral.-

Esta compuesta por dos estructuras principales: la zona adoral de membranelas (ZAM) y la cinetia paroral (CP).

La zona adoral de membranelas se dispone en una región interna y paralela a la zona perizonal. Una de sus extremidades esta situada cerca de la base de la espina, la otra llega cerca del nivel del extremo derecho de la zona perizonal. Cada membranela de la ZAM tiene una longitud media de $6,4\mu\text{m}$ y una anchura de $2,4\mu\text{m}$, por término medio. Las membranelas estan formadas por tres cinetias, cada una de las cuales posee 10 cinetosomas. Acompañando a la ZAM en su trayecto y en su parte externa, existe una fibra que nosotros denominamos fibra submembranelar (FSM); esta fibra esta relaciona

da mediante fibras secundarias con las membranelas de la ZAM. (Figs. 93, 94 y 95).

La cinetia paroral (CP) es mucho más corta que la ZAM (tiene $69,6 \mu\text{m}$ de longitud, por término medio). Su extremidad posterior, cerca de la base de la espina, esta curvada en una semicircunferencia y su extremidad anterior se encuentra sobre el lado izquierdo de la campana, no alcanzando la primera vuelta de la zona perizonal. Esta cinetia paroral esta constituida por 98 cinetosomas y esta acompañada en su trayecto por una formación fibrilar que hemos denominado fibra subparoral (FSP): esta fibra tiene un aspecto semejante al de la fibra submembranelar (FSM). A partir de la fibra subparoral se disponen fibras secundarias que llegan a las membranelas de la ZAM. (Figs. 95 y 96).

CONCLUSIONES SOBRE LA MORFOLOGIA DE C. medusula

El empleo de la técnica de Fernández-Galiano (1976) nos ha permitido aportar, por primera vez, datos fotográficos de la morfología y de la infraciliación de C. medusula. Existen notables diferencias a tener en cuenta entre las descripciones anteriores y las que se derivan de nuestras observaciones:

1) El hecho de que la zona perizonal (ZP) ocupe solamente una faja en el borde de la campana, indica que en el curso de la evolución se ha reducido mucho la ciliación somática, que cubre toda la superficie de los ejemplares del género Metopus. Sin embargo, en Caenomorphia, estas cinetias no se orientan de derecha a izquierda, a partir del borde de la campana, como indica Jankowski (1964), sino todo lo contrario, de izquierda a derecha, pudiéndose explicar de esta manera la evolución de la infraciliación somática, desde las especies con menos torsión del cuerpo a las especies con más torsión, dentro del género Metopus y desde éste, contando con algunos géneros intermedios (como Cirranter y Brachonella), hasta Caenomorphia, detalle que parece haber pasado por alto Jankowski (1964), a pesar de la evidente contradicción entre sus dibujos (C y d, fig. 31, 1964).

Las cinetias de la zona perizonal (ZP) están formadas por pares de cinetosomas y Podriques de Santa Rosa lo confirma con ayuda de la microscopía electrónica, mostrando que uno de los cinetosomas de cada par es ciliado y el otro no. De cada cinetosoma de un par, se desarrolla un deri-

vado con estructura periódica que podría ser una fibra cinetodésmica. Nosotros mostramos aquí que el conjunto de estas fibras y pares de cinetosomas constituyen un enrejado típico de este género.

2) Las cinetias de la campana que Jankowski (1964) interpreta como filas de cirros son, en realidad, dobles filas de cinetosomas ciliados, en los cuales encontramos sistemas fibrilares perpendiculares, orientados según el eje de las filas. Según indica Rodriques de Santa Rosa: una red de microtúbulos acompañada por un derivado con estructura periódica por un lado y derivados orientados en sentido inverso por el otro lado.

3) En las membranelas adorales no encontramos más que tres filas ciliares y no cuatro, porque la cuarta, indicada por Rodriques de Santa Rosa (1976), es corta.

La fibra submembranelar corresponde a la red microfibrilar con nodos de condensación descrita por Rodriques de Santa Rosa.

4) Lo mismo ocurre con la fibra subparoral que nosotros mostramos.

CONCLUSIONS

CONCLUSIONES

Los espirotricos, miembros de la clase Polyhymenophora, probablemente representan el grupo más altamente evolucionado del phylum y también es el conjunto de especies más compacto y con menos controversias en cuanto a la taxonomía. Por otro lado, aparecen docenas de características especiales en subgrupos, que dan lugar a problemas filogenéticos no resueltos, cuyo estudio es interesante. El hecho de que, salvo raras excepciones, todos los polihimenóforos están unidos por la posesión común de un conjunto bien desarrollado de orgánulos bucales (la zona adoral de membranelas) y por la ausencia frecuente de ciliación somática sencilla (reemplazada por conjuntos de orgánulos somáticos, los cirros, en cantidad mayor o menor), proporciona dificultades al establecer las relaciones dentro de la clase. Sin embargo, con la ayuda indispensable de las técnicas de impregnación argéntica (Corliss, 1979), de los estudios ontogenéticos y, actualmente, de la microscopía electrónica, se pueden realizar progresos para solucionar los numerosos problemas que existen en cuanto a la evolución de los espirotricos.

Los heterotricos, por su plasticidad y porque presentan con frecuencia una ciliación somática de tipo holotrico, se consideran como el tronco de la clase Polyhymenophora. La forma de estomatogénesis paracinetial que se presenta en muchos heterotricos (Corliss, 1973; Villeneuve-Brachon, 1940), es una reminiscencia de los himenostomados tetrahimeninos. Sin embargo, el origen exacto de la zona adoral de

membranelas: ZAM) permanece en un misterio: no parece posible que se haya formado por la multiplicación directa del conjunto tripartito de formas tales como Tetrahymena, según la noción propuesta primeramente por Furgason (1940) y popularizada por Fauré-Fremiet (1950) y Corliss (1956,1961). En los escuticociliados, quizás los más probables antecesores de los heterotricos, hay géneros cuyas especies muestran una ZAM con más de tres membranelas (p. ej. Porpostoma y Protocruzia, este último incluso ha sido clasificado muchas veces como heterotrico); pero la situación se complica debido a las diferencias en la estomatoquinesis de ambos grupos. Además, las homología no son claras en cuanto a la cinetia paroral y a las membranelas. Es posible que los Polyhymenophora, por vía de ciertos heterotricos conocidos o desconocidos, deriven directamente de algún hipostomado, o incluso de algún ancestro gimnostomado cariorelictido (que presenta similitudes por las características nucleares, la posesión de microtúbulos postciliares, la contractilidad, etc., Gerassimova y Seravin, 1976; Raikov, 1976).

.....

La familia más primitiva del orden Heterotrichida es Spirostomidae. Los miembros de esta familia son los que presentan una topología ciliar más sencilla. Hasta el presente se ha considerado al género Protocruzia como el más primitivo de la familia Spirostomidae; sin embargo, Corliss (1979) lo incluye dentro de la clase Oligohymenophora considerándolo provisionalmente como un escuticociliado filasterino. Excluyendo pues a Protocruzia, Blepharisma es el miembro más primitivo de la familia Spirostomidae. Este gé-

nero incluye especies que presentan un grado creciente de complejidad. Con el cuerpo más o menos ovoide, de pequeño tamaño y con el macronúcleo sencillo en las especies más primitivas. La ciliación es asimétrica: las cinetias del lado ventral izquierdo se interrumpen en el peristoma, mientras que las cinetias del lado ventral derecho son paralelas al peristoma. Según Jankowski (1964) la zona adoral de membranelas (ZAM) es una adquisición evolutiva importante, pero no es un aparato perfecto. En los ciliados, en general, la evolución implica la consecución de un aparato alimentario más perfecto y efectivo. A partir de los miembros más primitivos del género Blepharisma se pueden establecer cuatro líneas evolutivas diferentes:

- a) Se continúa la polimerización de las membranelas bucales. La cavidad bucal permanece orientada longitudinalmente. Se conserva la ordenación sencilla de las cinetias somáticas. En esta línea se va de la primitiva Blepharisma al primitivo Spirostomum. Además, en el género Blepharisma hay una gradual transición de las especies con un sólo macronúcleo ovoide (B. galianoi, B. steini), a las especies con un macronúcleo formado por varios nodos (B. americanum, B. persicinum). En el género Spirostomum ocurre algo parecido: se pasa de formas con un sólo macronúcleo (S. teres), a formas con una cadena de nodos (S. ambiguum). No estamos de acuerdo con Jankowski (1964) en que Spirostomum intermedium sea más primitivo que Spirostomum ambiguum; ambos presentan una cadena de nodos macronucleares y su ciliación oral es relativamente similar en desarrollo, en comparación con su tamaño. Como consecuencia

de la polimerización de las membranelas adorales, el peristoma es muy largo; este hecho se observa, en general, en las especies de Spirostomum.

- b) Desplazamiento del citostoma hacia el polo posterior del ciliado. El peristoma ocupa, más o menos, 3/4 partes de la longitud del cuerpo. En esta línea se pasa de Blepharisma a Phacodinium.
- c) "Vorticelización" (Jankowski 1964) o torsión de la cavidad bucal. Generalmente la torsión se realiza en sentido horario. El citostoma se sitúa gradualmente en una posición más anterior. Se tiende al desarrollo de la superficie del peristoma que adquiere su propia ciliación formando un campo de cinetias. Se desarrolla un embudo bucal. En esta línea se pasa de Blepharisma a Condylostoma y el género más evolucionado es Stentor.
- d) Perizonación. Hay una separación de algunas cinetias somáticas o partes de cinetias somáticas para servir directamente a la cavidad bucal. Con ello se intensifica la corriente de agua que pasa a lo largo del área adoral. Mediante este proceso se pasa de Blepharisma a Metopus. La disposición longitudinal (en Spirostomum) o en espira (en Stentor) de la ZAM, no permite que las cinetias somáticas ayuden directamente a las estructuras orales. Por ello, en este proceso ha sido necesaria la existencia de una torsión, en la zona ventral y en sentido horario, de la parte anterior del ciliado. De esta forma varias cinetias quedan más juntas que el resto de las cinetias somáticas y son adyacentes al borde

superior del peristoma. Estas cinetias forman la banda ciliar perizonal (PCS) o zona perizonal (ZP).

Dentro de la familia Metopidae existe, desde los géneros más primitivos a los más evolucionados, un aumento de la torsión, de forma que los extremos del peristoma llegan a alcanzar el lado dorsal del ciliado. A la vez el peristoma de una posición anterior pasa a una posición más o menos ecuatorial. El resultado es que las zonas anterior y posterior al peristoma del ciliado son prácticamente iguales. En este tránsito se va de las formas más primitivas como Metopus es a las más evolucionadas como Metopus striatus y Brachonella campanula. En esta última especie se ha reducido la zona posterior del organismo. Desde aquí hasta el suborden Armophorina la evolución se realiza, a nuestro modo de ver, de la siguiente forma:

- a) Existe una transformación de la banda ciliar perizonal (PCS) que adquiere sistemas fibrilares dependientes de los cinetosomas y que dan consistencia a la banda.
- b) Desaparece la ciliación somática que no constituye la PCS y sólo permanecen una o dos alineaciones de cilios o cirros en la parte anterior del ciliado.
- c) La zona posterior del organismo se reduce, quedando al final de este proceso una o varias espinas, cuya base puede conservar algún resto de ciliación somática.

De esta manera se pasa de formas como Brachonella a los armoforinos más primitivos como Cirranter y de ahí al género más evolucionado del suborden, Caenomorpha.

BIBLIOGRAFIA

BIBLIOGRAFIA

- ANDRÉ, E.1912. Catalogue des Invertébrés de la Suisse. Fasc. 6. Infusoires. Geneve (Georg & Cie.).
- BAI, A.R.K. y TARA, S.V.1974. Cytochemical changes in conjugants and exconjugants of Blepharisma intermedium. Ann. Histochem.,19,199-206.
- BAI, A.R.K. y MURTHY, K.V.N.1975. Seasonal Blooms of a red Stentor. Trans. Amer. Micros. Soc.,94,425-427.
- BAMFORTH, S.S.1963. Microhabitant and community structure as ecological factors for protozoa. Progress in Protozoology, Academic Press,391-392.
- BAMFORTH, S.S.1965. Biotic relationships of limnetic Protozoa. Progress in Protozoology,91,113-114.
- BANNISTER, L.H. y TATCHELL, E.C.1968. Contractility and fibre system of Stentor coeruleus. J. Cell Sci.,3,295-306.
- BHANDARY, A.V.1962. Taxonomy of genus Blepharisma with special reference to Blepharisma undulans. J. Protozool.,9, 435-442.
- BICK, H.1958. Ökologische Untersuchungen an Ciliaten fallau breicher Kleingewasser. Arch. Hydrobiol.,54,506-542.
- BICK, H.1965. Protozoan successions associated with the decay of organic materials. Progress in Protozoology,115.
- BICK, H.1968. Autökologische und Saprobienbiologische Untersuchungen an Süßwasserciliaten. Hydrobiologia,31,17-36.
- BICK, H.1972. Ciliated Protozoa. World Health Organization. Geneva.
- BICK, H.1973. Population dynamics of Protozoa associated with the decay of organic materials in fresh water. Amer. Zool. 13,149-160.
- BOGGS, N.1965. Comparative studies on Spirostomum silver impregnation of three species. J. Protozool.,12,603-606.
- BORROR, A.C.1963. Morphology and ecology of the benthic ciliated protozoa of Alligator Harbor, Florida. Arch. Protistenk.,106,465-534.
- BORROR, A.C.1972. Tidal marsh Ciliates (Protozoa): morphology, ecology, systematics. Acta Protozoologica,10,29-71.
- BROWN, E.M. 1967. Recent work on activated sludge. J. Proto-

- Zool., 14, suppl. 42.
- BUSSERS, J.C. 1970. Le primordium de régénération de Stentor coeruleus Ehr. Relation avec les structures fibrillaires et évolution en fonction du temps. Ann. Soc. P. Zool. Belgique, 100, 227-245.
- CAUSIN, M. 1931. La régénération du Stentor coeruleus. Arch. d'Anat. Micros., 27, 107-125.
- CORLISS, J.O. 1961. The Ciliated Protozoa. Pergamon Press. Oxford.
- CORLISS, J.O. 1973. Protozoan Ecology: a note on its current status. Amer. Zool., 13, 145-149.
- CORLISS, J.O. 1975. Taxonomic characterization of the supra-familial groups in a revision of recently proposed schemes of classification for the phylum CILIOPHORA. Trans. Amer. Micros. Soc., 94, 224-267.
- CORLISS, J.O. 1977. Annotated assignment of families and genera to the orders and classes currently comprising the corliisian scheme of higher classification for the phylum CILIOPHORA. Trans. Amer. Micros. Soc., 96, 104-140.
- CORLISS, J.O. 1979. The Ciliated Protozoa. Pergamon Press. London.
- COR, J.D. 1876. Multiplication by fission of Stentor mulleri. Am. Naturalist, 10, 275-278.
- CURDS, C.R. 1966. An ecological study of the ciliated protozoa in activated sludge. Oikos, 15, 282-299.
- CURDS, C.R. 1969. An illustrated key to the british ciliated protozoa commonly found in activated sludge. Water Pollution Research Technical Paper, 12, HMSO, London.
- CHATTON, E. v LWOFF, A. 1935. La constitution primitive de la strie ciliare des infusoires. La desmodexie. C.R. Soc. Biol. Paris, 119, 1068-1072.
- CHATTON, E. 1936. Les migrateurs horizontalement polarisés de certains Péritriches. De leur signification. Mém. Mus. Hist. Nat. Belg., 3, 913-940.
- DANIEL, W.A. v MATTERN, C.F.T. 1965. Some observations on the structure of the peristomial membranelle of Spirostomum ambiguum. J. Protozool., 12, 14-27.
- DAYSON, J.A. 1953. The culture of Blepharisma undulans and

- Stentor coeruleus. Biol. Rev., City College of New York, 15, 13-15.
- DE PUYTORAC, P. y GRAIN, J. 1976. Ultrastructure du cortex buccal et évolution chez les ciliés. Protistologica, 12, 49-67.
- DE TERRA, N. 1964. Nucleocytoplasmic interactions during the differentiation of oral structures in Stentor coeruleus. Devl. Biol., 10, 269-288.
- DEMBITZER, H.M. y HIPSHELD, H.I. 1966. Some new cytological observations in the heterotrichous ciliate Blepharisma. J. Cell Biol., 30, 201-207.
- DETCHEVA, R. 1971-72. Distribution des espèces de Ciliés dans certains affluents bulgares du Danube, aux eaux polluées. Ann. Stat. Biol. Besse, 6-7, 261-271.
- DETCHEVA, R. 1974-75. Les Ciliés de deux affluents bulgares du Danube aux eaux polluées, (Vit et Ossam). Ann. Stat. Biol. Besse, 9, 213-218.
- DI LORENZO, A.M. 1972. Numerical taxonomy of genus Blepharisma Perty. Doctoral Dissertation. New York University, n° film T8564.
- DINGFELDER, J.H. 1962. Die Ciliaten vorübergehender Gewässer. Arch. Protistenk., 105, 509-658.
- DIVE, D. 1973. La nutrition holozoïque des Protozoaires Ciliés. Ses conséquences dans l'épuration naturelle et artificielle. Ann. Biol., 12, 343-380.
- DRAGESCO, J. 1960. Ciliés mésopsammiques littoraux. Systématique, morphologie, écologie. Trav. Stat. Biol. Poscoff, 12, 1-356.
- DRAGESCO, J. 1962. L'orientation actuelle de la systématique des Ciliés et la technique d'impregnation au protéinate d'argent. Bull. Microsc. appl., 11, 49-53.
- DRAGESCO, J. 1966. Quelques Ciliés libres du Gabon. Biologia Gabonica, 2, 91-117.
- DRAGESCO, J. 1966. Ciliés libres de Thonon et ses environs. Protistologica, 2, 59-85.
- DRAGESCO, J. 1973. Quelques données écologiques sur les Ciliés libres de l'Afrique. Amer. Zool., 13, 231-232.
- EBERHARDT, R. 1961. Physiologische Regeneration bei Blepharisma

- ma undulans und Spirostomum ambiguum. Arch. Protistenk., 105, 113-116.
- EBERHARDT, P. 1962. Untersuchungen zur Morphogenese von Elepharisma und Spirostomum. Arch. Protistenk., 106, 341-341.
- ELLIOT, P.B. y RAMFORTH, S.S. 1975. Interstitial protozoa and algae of Louisiana salt marshes. J. Protozool., 22, 514-519.
- ETIENNE, E.M. 1970. Control of contractility in Spirostomum by dissociated calcium ions. J. gen. Physiol., 56, 168-179.
- FAURE-FREMIET, E. 1950. Ecologie des Infusoires Ciliés. Endeavour, 9, 36.
- FAURE-FREMIET y ROUILLET, C. 1955. Microscopie électronique des structures ectoplasmiques chez les ciliés du genre Stentor. C. R. Acad. Sci. Paris, 241, 673-680.
- FAURE-FREMIET, E. y ROUILLET, C. 1958. Myonèmes et cinétodes mes chez les ciliés du genre Stentor. Bull. Micros. Appl. 3, 117-119.
- FAURE-FREMIET, E. 1961. Documents et observations écologiques et pratiques sur la culture des infusoires Ciliés. Hydrobiologia, 13, 300-320.
- FAURE-FREMIET, E. 1967. Chemical aspects of ecology. G.W. Kider (Ed.). Chemical Zoology, I. Academic Press, New York, 21-54.
- FENICHEL, T. 1967. The ecology of marine microbenthos. I. The quantitative importance of ciliates as compared with metazoans in various types of sediments. Ophelia, 4, 121-137.
- FENICHEL, T. 1968. The ecology of marine microbenthos. II. The food of marine benthic ciliates. Ophelia, 5, 73-121.
- FENICHEL, T. 1969. The ecology of marine microbenthos. III. The reproductive potential of ciliates. Ophelia, 5, 123-136.
- FENICHEL, T. 1969. The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. Ophelia, 6, 1-182.
- FERNANDEZ-GALIANO, D. 1966. Une nouvelle méthode pour mettre en évidence l'infraction des Ciliés. Protistologica,

2,35-37.

- FERNANDEZ-GALIANO, D. 1976. Silver impregnation of ciliated Protozoa: procedure yielding good results with the pyridinated silver carbonate method. Trans. Amer. Micros. Soc., 95, 557-560.
- FERNANDEZ-GALIANO, D. y FERNANDEZ-LEBORANS, G. 1979. Nuevas observaciones sobre la morfología de Stentor coeruleus. Bot. R. Soc. Española Hist. Nat., 77 (en prensa).
- FERNANDEZ-GALIANO, D. y FERNANDEZ-LEBORANS, G. 1979. Caenomorph medusula PERTY 1952 (Heterotrichida, Armophorina): nouvelles données sur la ciliature et l'infraciliature. Protistologica, 98 (en prensa).
- FERNANDEZ-LEBORANS, G. 1979. Nouvelles données sur les structures fibrillaires chez Stentor coeruleus. XVIII Colloque du Groupement des Protistologues de Langue Française. En J. Protozool. (Abst.), 26, 177.
- FERNANDEZ-LEBORANS, G. 1979. Las estructuras cinetosómicas orales de dos especies de ciliados heterotricos: Blepharisma americanum SUZUKI y Blepharisma galianoi sp. nov. Bot. R. Soc. Española Hist. Nat., 77 (en prensa).
- FERNANDEZ-LEBORANS, G. 1979. La morfogénesis de división de Chilodonella uncinata (CILIOPHORA, Cyrtophorina). Bot. R. Soc. Española Hist. Nat., 77 (en prensa).
- FINLEY, H.E., BROWN, C.A. y DANIEL, W.A. 1964. Electron microscopy of the ectoplasm and infraciliature of Spirostomum ambiguum. J. Protozool., 11, 264-280.
- FÈVRE, J. 1971. Le myonème d'Acanthaire: essai d'interprétation ultrastructurale et cinétique. Protistologica, 7, 379-391.
- GERASSIMOVA, Z.P. y SERAVIN, L.N. 1976. Ectoplasmic fibrillar system of Infusoria and its role for the understanding of their phylogeny. Zool. Zh., 55, 645-656.
- GIERSE, A.C. 1973. Blepharisma. The biology of a light sensitive protozoan. Stanford University Press.
- GRAY, J. 1963. Les systèmes fibrillaires chez Stentor igneus Ehrenberg et Spirostomum ambiguum Ehrenberg. Protistologica, 1, 27-35.

- GRAIN, J. 1969. Le cinétosome et ses dérivés chez les Ciliés. Ann. Biol., 2, 53-97.
- GROLIERE, C.A. y MJINE, Th. 1973. Etude comparée de la dynamique des populations de Ciliés dans différents biotopes d'une mare de forêt pendant une année. Protistologica, 9, 5-16.
- GROLIERE, C.A. 1975-76. Contribution à l'étude des Ciliés des Sphaignes et des étendues d'eau acides. I. Description de quelques espèces de Gymnostomes, Hypostomes, Hymenostomes et Heterotriches. Ann. Stat. Biol. Besse, 10, 265-297.
- GROLIERE, C.A. 1977. Contribution à l'étude des Ciliés des Sphaignes: II, dynamique des populations. Protistologica, 13, 335-352.
- GROLIERE, C.A. 1978. Contribution à l'étude des ciliés des sphaignes. III. Étude mathématique des résultats. Protistologica, 14, 225-311.
- HAJER, G. DE. 1977. Quelques aspects de l'organisation et du fonctionnement des structures contractiles chez les protozoaires. Ann. Biol., 16, 241-253.
- HIRSHFIELD, H.I. y PECORA, P. 1956. Studies of isolated Blepharisma and Blepharisma fragments. J. Protozool., 3, 14-16.
- HIRSHFIELD, H.I.; ISQUITH, I.R.; BHANDARY, A.V. 1965. A proposed organization of the genus Blepharisma PERTY and description of four new species. J. Protozool., 12, 136-144.
- HUANG, B. 1970. Ultrastructure of the cortical fiber systems in Stentor coeruleus relaxed in E.G.T.A. J. Cell Biol., 47, 22a.
- HUANG, B. y PITELKA, D.R. 1973. The contractile process in the Ciliate Stentor coeruleus. I. The role of microtubules and filaments. J. Cell. Biol., 57, 704-723.
- INABA, F.; NAKAMURA, R.; YAMAGUCHI, S. 1959. An electron-microscopic study on the pigment granules of Blepharisma. Cytologia, 23, 72-75.
- INABA, F. y SOTOKAWA, Y. 1969. Electron-microscopic observation on nuclear events during binary fission in Blepharisma vardsi (Ciliata, Heterotrichida). Japan J. Genetics, 43, 335-342.

- JANKOWSKI, A.W. 1964. Morphology and evolution of Ciliophora. I. The new system of sapropelebiotic Heterotrichida. Zool. Zh., 43, 503-517.
- JANKOWSKI, A.W. 1964. Morphology and evolution of Ciliophora. III. Diagnoses and phylogenesis of 53 sapropelebiotics, mainly of the order Heterotrichida. Arch. Protistenk., 107, 185-294.
- JOHNSON, H.P. 1893. A contribution to the morphology and biology of the stentors. J. Morph., 3, 467-562.
- KAIL, A. 1935. Die Tierwelt Deutschlands. Urtiere oder Protozoa I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). Ed. G. Fischer Jena, 13.
- KASTURI, A.R. y TARA, S.V. 1974. Volume changes in Blepharisma intermedium. Acta Protozool., 12, 319-323.
- KENNEDY, J.R. 1965. The morphology of Blepharisma undulans Stein. J. Protozool., 12, 542-561.
- KOLKOWITZ, R. 1950. Ökologie der Saprobie. Schr. Reihe Ver. Nass. Boden Luft Hyg., 4, Stuttgart.
- KOLKOWITZ, R. y MARSSON, M. 1960. Ökologie der tierischen Saprobie. Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr., 2, 126-152.
- KONIG, K. 1967. Wirkung von Lithium- und Rhodanid- Ionen auf die polare Differenzierung und die Morphogenese von Stentor coeruleus EHRLB. Arch. Protistenk., 110, 179-230.
- LEGRAND, B. 1968. Essai de fixation en extension du Spirostome, apres anesthésie préalable. Protistologica, 4, 263-270.
- LEGRAND, B. 1972. Modifications superficielles entraînées par la contraction du Spirostome: étude au microscope électronique à balayage. Protistologica, 8, 101-105.
- LEGRAND, B. y PRENSIER, G. 1976. Organisation spatiale des myonemes chez le spirostome (cilié hétérotriche). Protistologica, 12, 133-131.
- LIEBERKUH, H. 1857. Muskelfasern in Stentor. Fibrillar and contractile structures in protozoa. Arch. Anat. u. Physiol., 3, 20.
- LIEPMANN, H. 1962. Handbuch der Frischwasser -und Abwasser-Biologie; Biologie des Trinkwassers, Badewassers, Fis-

- chwassers, Vorfluters und Abwassers. Ed. Oldenbourg, 1, Munich.
- LOPEZ-UCHOTERENA, F. 1965. Ciliados Mesosapróbicos de Chapultepec. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., 26, 115-247.
- NOLAND, L.F. y GOJDICS, M. 1967. Ecology of free-living protozoa. Research in Protozoology, II, 215-265, Pergamon Press. London.
- MOORE, F.L. 1924. Regeneration of various phases in the life history of Spathidium spathula and Blepharisma undulans. J. exp. Zool., 39, 249-315.
- MOXON, W. 1969. On some points in the anatomy of Stentor and on its mode of division. J. Anat. and Physiol., 3, 279-293.
- NERESHEIMER, E.R. 1903. Über die Höhe histologischen Differenzierung bei heterotrichen Ciliaten. Ibid., 2, 305-324.
- NEVIACKAS, J.A. y MARGULIS, L. 1969. The effect of colchicine on regenerating membranelar cilia in Stentor coeruleus. J. Protozool., 16, 165-171.
- NEWMAN, E. 1974. Scanning Electron Microscopy of the cortex of the ciliate Stentor coeruleus. A view from the inside. J. Protozool., 21, 729-737.
- NILSSON, J.R. 1967. An African strain of Blepharisma japonicum (Suzuki). Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg, 36, 1-24.
- NAJNE, T. 1973. Contribution à l'étude des Ciliés libres du Cameroun. Ecologie-Cytologie. Thèse doctorale. Université de Clermont-Ferrand II.
- NOUZAREDE, M. y BENAUD-MORHANT, J. 1965. De la représentation graphique des populations hétérogènes et de leurs variations numériques. Vie et Milieu, 16, 423-439.
- PATTERSON, D.J. 1976. Observations on the contractile vacuole complex of Blepharisma americanum SUZUKI 1954 (Ciliophora, Heterotrichida). Arch. Protistenk., 119, 235-242.
- PAULIN, J.J. y BUSSEY, J. 1971. Oral regeneration in the ciliate Stentor coeruleus: a scanning and transmission electron optical study. J. Protozool., 19, 201-213.
- PIERCE, E.; ISQUITH, I.R. y REPAK, A.J. 1973. Quantitative study of cannibal-giantism in Blepharisma. Acta Protozool., 17, 493-501.

- PITELKA, D.R.1969. Fibrillar systems in Protozoa. Research in Protozoology,3,280-388, Pergamon Press, Oxford.
- PORTIA, A.H.; MAUGEL, K.T. y CORLISS, J.O.1973. Microtubular substructure in a Ciliated protozoon. Trans. Amer. Micros. Soc.,22,503-507.
- PUYTORAC, P. DE.1970. Definitions of ciliate descriptive terms. J. Protozool.,17,359.
- RAIKOV, I.B.; GERASSIMOVA-MATVEJEVA, Z.P.; PUYTORAC, P.1976. Cytoplasmic fine structure of the marine psammobiotic ciliate Tracheloraphis doqieli RAIKOV.I. Somatic ciliature and cortical organelles. Acta Protozool.,14,17-42.
- RANDALL, J.T.1957. The fine structure of the protozoan Spirostomum ambiguum. Symp. Soc. exp. Biol.,10,185-198.
- RANDALL, J.T. y JACKSON, S.1958. Fine structure and function in Stentor polymorphus. J. Biophys. Cytol.,4,807-830.
- REPAK, A.J.1968. Encystment and excystment of the heterotrichous ciliate Blepharisma stoltei Isquith. J. Protozool. 15,407-412.
- REPAK, A.J. y ISQUITH, I.R.1974. The systematics of the genus Spirostomum Ehrenberg 1838. Acta Protozool.,12,325-333.
- RODRIGUES DE SANTA ROSA, M.1976. Observations sur l'ultrastructure du Cilié Hétérotriche Armophorina: Caenomorpha medusula PERTY 1852. J. Protozool.,23, (Abstract).
- SAMNER, H.R. y JENKINS, R.A.1977. Stomatogenic events accompanying binary fission in Blepharisma. J. Protozool.,24, 140-149.
- SCHUBERG, A.1905. Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Arch. Protistenk.,6,61-110.
- SCHULTE, H. y SCHWARTZ, V.1970. Regulatives Zellwachstum und Determination der Teilungslinie bei Stentor coeruleus EHRENBERG. Arch. Protistenk.,112,305-311.
- SCHWARTZ, V.1935. Versuche über Regeneration und Kerndimorphismus bei Stentor coeruleus Ehrbq. Arch. Protistenk., 35,100-139.
- SCHWOERBEL, J.1975. Métodos de Hidrobiología. Ed. Blume, Madrid.
- SESHACHAR, B.R. y BHANDARY, A.V.1962. Observations on the life cycle of a new race of Blepharisma undulans from In-

- dia. J. Protozool., 9, 265-270.
- SLÁDEČEK, V. 1963. Quantitative characteristic of Protozoan communities in waste waters. Progress in Protozoology, 339-340.
- SLÁDEČEK, V. 1964. Technische Hydrobiologie. II. Tschechoslowakische Beiträge zum Saprobien-system. Sb. vys. Sk. chemo-technol. Praha, 8, 529-556.
- SLÁDEČEK, V. 1969. The indicator value of some free-moving ciliates. Arch. Protistenk., 111, 276-278.
- SLEIGH, M.A. 1962. The Biology of Cilia and Flagella. Pergamon Press, London.
- SLEIGH, M.A. 1970. Some factors affecting the excitation of contraction in Spirostomum. Acta Protozool., 7, 335-352.
- SLEIGH, M.A. 1971. Cilia, Endeavour, 30, 11-17.
- SLEIGH, M.A. 1973. Cilia and Flagella. Academic Press, London.
- SLEIGH, M.A. 1973. The Biology of Protozoa. Ed. Edward Arnold London.
- SPÁNEK-MUSEK, R. 1954. Neue und wenig bekannte Ciliaten aus der Tschechoslowakei und ihre Stellung im Saprobien-system. Arch. Protistenk., 100, 246-267.
- STANDARD METHODS. 1965. Water and Wastewater. American Public Health Association Inc., EE.UU.
- STEVENS, N.M. 1903. Notes on regeneration in Stentor coeruleus. Arch. Entw-mech., 16, 461-475.
- STOLTE, H.A. 1924. Morphologische und physiologische Untersuchungen an Blepharisma undulans Stein. Arch. Protistenk., 43, 245-300.
- SUZUKI, S. 1951. Morphological study on the Blepharisma undulans Stein from Japan. Bull. Yamagata Univ., 3, 275-280.
- SUZUKI, S. 1954. Taxonomic studies on Blepharisma undulans Stein with special reference to the macronuclear variation. J. Sci. Hiroshima Univ., 15, 205-220.
- TARTAR, V. 1950. Methods for the study and cultivation of protozoa. Ed. M.E. Hatch. University of Washington Press, Seattle.
- TARTAR, V. 1953. Specific inhibition of the oral primordium

- by formed oral structures in Stentor coeruleus. Ibid., 139,479-505.
- TARTAR, V.1961. The Biology of Stentor. Pergamon Press, Oxford.
- TARTAR, V.1963. Micrurgical experiments on cytokinesis in Stentor coeruleus. J. exp. Zool.,167,21-36.
- TREMBLEY, A.1744. Translation of a letter from Mr. Abraham Trembley, F.R.S., to the President, with observations upon several newly discovered species of fresh water polypi. Phil. Trans. Royal Soc. (London),43,169-183.
- X TUFFRAU, M.1967. Perfectionnements et pratique de la technique d'imprégnation au Protargol des Infusoires Ciliés. Protistologica,3,91-98.
- X TUFFRAU, M.1967. Les structures fibrillaires somatiques et buccales chez les ciliés Hétérotriches. Protistologica, 3,369-394.
- UHLIG, G.1960. Entwicklungs physiologische Untersuchungen zur Morphogenese von Stentor coeruleus EHRBG. Arch. Protistenk.,105,1-109.
- VILLENEUVE-BRACHON, S.1940. Recherches sur les Ciliés Hétérotriches. Arch. Zool. Exp. et Gén.,32,1-130.
- WATSON, J.M.1945. Mechanisms of flocculation caused by Protozoa. Nature,155,271-272.
- WEBB, T.L. y FRANCIS, D.1969. Mating types in Stentor coeruleus. J. Protozool.,16,753-763.
- WEISZ, P.B.1949. A cytochemical and cytological study of differentiation in normal and reorganizational stages of Stentor coeruleus. J. Morph.,74,335-363.
- WENZEL, F. y LIEBSCH, H.1975. Quantitative Untersuchungen zur Nahrungsaufnahme von Stentor coeruleus Ehrenberg. Zool. Anz.,195,319-337.
- WILFERT, M.1972. Zytologische Untersuchungen an dem Cilienten Blepharisma americanum SUZUKI 1954, Stamm Berlin (Heterotrichida; Spirostomatidae) sowie Bemerkungen zur Taxonomie und Systematik der Gattung Blepharisma PERTY 1849. Arch. Protistenk.,114,152-230.
- YAGIU, P. y SHIGENAKA, Y.1963. Electron microscopy of the longitudinal fibrillar bundle and the contractile fi-

- brillar system in Spirostomum ambiguum. J. Protozool., 10, 364-368.
- ZELINKA, M. y MARVAN, P. 1957. Nejdůležitější poznatky ze statistického zpracování výsledků rozborů vod z moravských toků. Voda, 6, 152-155.
- ZELINKA, M. y MARVAN, P. 1961. Zur Präzisierung der biologischen Klassifikation der Reinheit für Bänder Gewässer. Arch. Hydrobiol., 57, 339-407.

Bibliografia adicional.-

- ANGELI N.1972. Esquisse du profil biologique (plancton) d'un canal influencé par une pollution complexe d'origine industrielle: le canal de Seclin-nord. Biol. Jb. Do-donaea,40,77-115.
- ANGELI N.1975. Migrations verticales: quelques données sur le comportement automnal du zooplancton d'un canal de navigation. Annie. Limnol.,11,239-253.
- ANGELI N.1976. Influence de la pollution des eaux sur les éléments du plancton. Service de Protistologie du Professeur Vivier. Université des Sciences et Techniques de Lille I. B.P.36-59650. Villeneuve d'Ascq.
- ANGELI N.1977. Bassin final du laboratoire de biologie animale sur le suivi biologique effectué de mars 1975 à février 1977. Serv. Protistol. prof. Vivier. Univ. Lille I. B.P.36-59650.Villeneuve d'Ascq.
- BARK A.W.1971-72. A survey of the protozoan population of activated sludge. Ann. Stat. Biol. Resse,6-7,241-260.
- BERNERTH H.1978. Okologische Vorgänge bei der Abwasserreinigung- Wimpertiere als Anzeiger der Reinigungsleistung. Natur u. Museum,108,93-105.
- CAIRNS J.1974. Protozoans (Protozoa). Pollution Ecology of Freshwater Invertebrates,1,1-26.
- CORLISS J.O.1956. On the evolution and systematics of ciliated protozoa. Syst. Zool.,5,121-140.
- CORLISS J.O. 1973. Evolutionary trends in patterns of stomatogenesis in the ciliate Protozoa. (Abstr.) J. Proto-

- an Urban Watercourse). Ber. Mat.-Med. Ver. Salzburg, 3-4, 13-44.
- JERKA-DZIADOSZ M., FRANKEL J. 1969. An analysis of the formation of ciliary primordia in the *Hydrotichs Ciliata* *Urostyla weissei*. J. Protozool., 16, 612-637.
- KAHL A. 1932. *Urtiere oder Protozoa*. I. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). 3. Spirotricha. Ed. Dahl F., 25, 399-650.
- KLEIN B.M. 1928. Die Silberliniensystem der Ciliaten; weitere Resultate. Arch. Protistenk., 62, 177.
- KRALIK U. 1957-58. Untersuchungen über den Bewuchs von peritrichen Ciliaten in einigen Fließgewässern bei Leipzig. Wiss. Karl-Marx-Univ., Leipzig, 7, Math.-Naturwiss, Reihe, part 2/3, 309-328.
- MACKENTHUM K.M. 1969. The practice of water pollution biology. F.W.P.C.A., Washington, 11, 1-281.
- MITCHELL R. 1972. *Water Pollution Microbiology*. Ed. Wiley and Sons. Inc., New York.
- MUNCH F. 1969. Der Einfluss der Temperatur auf den Abbau organischer Substanz und die damit verknüpfte Organismensukzession unter besonderer Berücksichtigung der Populationsdynamik der Ciliaten. Dissertation given in the Faculty of Mathematics and Natural Science, University of Bonn.
- MUSCH E.A. 1969. Ökologische und systematische Untersuchung der Peritricha (Ciliata, Protozoa) im Aufwuchs von Talsperren und Flusstauen mit verschiedenem Sanrobitatsgrad. Dissertation in the Faculty of Mathematics and Natural Science, University of Bonn.

zool.,20,506.

CURDS C.A., COCKBURN A.1970. Protozoa in biological sewage-treatment processes.II. Protozoa as indicators in the activated sludge process. Water Res.,4,237-249.

FAURÉ-FRÉMIET E.1950. Morphologie comparée et systématique des ciliés. Bull. Soc. Zool. Fr.,75,109-122.

FAURÉ-FRÉMIET E.1958. Matériel pour la récolte du microplankton dans les mares et étangs. Hydrobiologia,12,142-148.

FERNÁNDEZ-LEBORANS G., MARTÍN A.1979. The ciliature, infraciliature and fibrillar systems of Lembadion sp. Arch. Protistenk., (in press).

FOISSNER W.1979. Ökologische und systematische Studien über das Neuston alpiner Kleingewässer, mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten. Int. Revue ges. Hydrobiol.,64,99-140.

FURGASON W.H.1940. The significant cytostomal pattern of the "Glaucoma-Colpidium group", and a proposed new genus and species, Tetrahymena geleii. Arch. Protistenk., 94,224-266.

GARCIA GOMEZ J., ALONSO J.J., MARTI P.1979. Evaluación de la contaminación urbano-industrial en las aguas de Valencia. Rev. T.I.T. Medio Ambiente,1,31-43.

HAMMANN I.1953. Ökologische und biologische Untersuchungen an Süßwasserperitrichen. Arch. Hydrobiol.,47,177-228.

HASLAUER V.J., PUM M., FOISSNER W.1979. Zur Hydrobiologie eines städtischen Fließgewässers (Alterbach-System 1976)(Contribution referring to the Hydrobiology of

- PARENTY M.D., ANGELI N.1978. Rapport final du laboratoire de
biologie animale sur le suivi biologique des bassins
d'epuration tertiaire alimentés par l'effluent de la
station d'epuration d'Aniche, Auberchicourt. Serv.
Protistol. prof. Vivier. Univ. Sci. Tech, Lille I
B.P.36-59650, Villeneuve d'Asc.
- PUTHVEN J.A., CAIRNS J.1973. The response of freshwater pro-
tozoan communities to concentrations of various toxi-
cants, particularly the heavy metals, zinc and cop-
per. J. Protozool.,20,127-135.
- SLADECEK V.1967. The ecological and physiological trends in
the saprobiology. Acta Hydrobiologica,30,513-526.
- STAMMER H.A.1953. Der Einfluss von Schwefelwasserstoff und
Ammoniak auf tierische Leitformen des Saprobiensystems.
Von Wass.,20,34-71.
- STEIN F.1867. Der Organismus der Infusionsthier. Abt. II.
Lienzig.
- TAYLOR W.D., BERGER J.1976. Growth responses of cohabiting
ciliate protozoa to various prev bacteria. Can. J.
Zool.,54,1111-1114.
- VENTZ D.1964. Beitrag zur Saprobiologie einiger Organismen.
Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.,49,133-138.
-
- KNOPP H.1965. Die "Zusätzliche Zehrung" eine neue biochemis-
che Kennzahl zur Bewertung von Selbstreinigungskraft und
Verschmutzung. GWf,105, Sep.6 Seiten.
- PANTLE R., BUCK H.1955. Die biologische Überwachung der Gewas-
ser und die Darstellung der Ergebnisse. GWf,96,604.

ABREVIATURAS UTILIZADAS

ABREVIATURAS UTILIZADAS

A1: área morfogenética que da lugar a la cinetia paroral.

A2: área morfogenética que da lugar a la zona adoral de membranelas.

CB: ramificaciones transversales de Newman (1974).

CC: cinetias de la campana (CC1, CC2).

CE: cinetias de la espina.

CF: campo frontal.

cl: cilio.

CP: cinetia paroral.

cx: conexiones entre mionemas primarios y cinetosomas.

Fa: fibras subadorales de Tuffrau (1967).

FA: fibras subadorales en Elephantisma.

FAD: fibras adorales.

FP: fibras peristorales.

PM: fibra perimembranelar.

FSM: fibra submembranelar.

FSP: fibra subparoral.

m: membranela.

ma: macronúcleo.

mp: microtúbulos postciliares.

mv: mionema.

Pmv: mionemas primarios de Newman (1974).

PIM: ramificaciones intermembranelares.

RM: ramificaciones membranelares.

RSP: ramificaciones subparorales.

SMS: sistema mionémico somático.

ZAM: zona adoral de membranelas.

EXPLICACION DE LAS FIGURAS

•

...

..

EXPLICACION DE LAS FIGURAS

- 1.- Spirostomum ambiguum. Aspecto general de un individuo adulto (Protargol, X 332).
- 2.- S. ambiguum. Detalle de las cinetias somáticas; se observan los microtúbulos postciliares de cada cinetosoma (Protargol, X 747).
- 3.- S. ambiguum. Plano diferente de la sección anterior mostrando el area oral, la ZAM y sus cilios y la cinetia paroral (CP) (Protargol, X 747).
- 4.- S. ambiguum. Detalle de las membranelas de la zona anterior de la ZAM (Fernández-Galiano, X 1.800).
- 5.- S. ambiguum. Aspecto de la zona posterior de la ZAM cuyas membranelas son de mayor tamaño que las de la zona anterior. Se observa también la cinetia paroral (Fernández-Galiano, X 1.330).
- 6.- S. ambiguum. Aspecto general que muestra el sistema mionómico del ciliado (Fernández-Galiano, X 350).
- 7.- S. ambiguum. Detalle del sistema mionómico a nivel de la región oral. Se observa la fibra submembranelar (FSM) paralela a la ZAM y la "fibra" subparoral (FSP) (Fernández-Galiano, X 1050).
- 7.- S. ambiguum. (a,b,c,d,e,f). Planos sucesivos que muestran las fibras peristomales que se disponen desde las membranelas (a), extendiéndose por la superficie del peristoma (b) y curvándose a un nivel paralelo a la cinetia paroral (c, "fibra" subparoral) para alcanzar las proximidades de los cinetosomas de la cinetia paroral (d).

En e y f se observan los cinetosomas y los cilios de la cinetia paroral y los cilios, cinetosomas y microtúbulos postciliares de las cinetias somáticas advacentes (Protargol, X 2240).

- 8.- Spirostomum teres. Aspecto general. Se muestra el único macronúcleo y la región oral (Fernández-Galiano, X 550).
- 9.- S. teres. Detalle de la reunión en el polo anterior de las cinetias somáticas (Fernández-Galiano, X 1650).
- 10.- S. teres. Detalle de la zona anterior de la ZAM (Fernández-Galiano, X 1650).
- 11.- S. teres. Aspecto de la zona posterior de la ZAM. Se observa en un corto travecto la cinetia paroral (Fernández-Galiano, X 1650).
- 12.- Blepharisma undulans. Aspecto general de un individuo adulto (Protargol, X 1176).
- 13.- B. undulans. Se observan las cinetias somáticas con los microtúbulos postciliares, el macronúcleo y la región oral (Protargol, X 3528).
- 14.- B. undulans. Aspecto de la región oral más posterior. Se observa la composición de las membranelas (Protargol, X 8820).
- 15.- B. undulans. Aspecto de la cinetia paroral (CP) y de las fibras subparorales (FSP) y de las fibras subadorales (FA) (Protargol, X 8820).
- 16, 17.- B. undulans. Detalles de la región oral mostrando la disposición de las fibras FSP y FA (Protargol, X 8820).

- 18.- Blepharisma americanum. Aspecto general de un individuo adulto. Se aprecia la ZAM, la cinetia paroral, el macronúcleo y, los micronúcleos y las cinetias somáticas. (Fernández-Galiano, X 694).
- 19.- B. americanum. Aspecto general (Protargol, X 700).
- 20.- B. americanum. La zona anterior de la ZAM y la estructura de sus membranelas; la zona anterior de la cinetia paroral (CP) (Fernández-Galiano, X 1804).
- 21.- B. americanum. Las membranelas de la zona media del cilio (Fernández-Galiano, X 5412).
- 22.- B. americanum. Las zonas posteriores de la cinetia paroral (CP) (que es en esta región una haplocinetia) y de la ZAM (Fernández-Galiano, X 1804).
- 23.- B. americanum. Ejemplar en división con las áreas A_1 y A_2 diferenciadas (Fernández-Galiano, X 675).
- 24.- B. americanum. Detalle de las areas morfogenéticas. (Fernández-Galiano, X 1350).
- 25.- B. americanum. Una fase mas avanzada de la división. Los nodos macronucleares se han reunido en uno solo (Fernández-Galiano, X 675).
- 26.- Blepharisma galianoi. Aspecto general. Se muestran los núcleos, la infraciliación somática y la región oral (Fernández-Galiano, X 963).
- 27.- B. galianoi. Zona anterior y parte de la zona media de la ZAM; zona anterior de la cinetia paroral (Fernández-Galiano, X 2380).

- 28.- B. galianoi. Parte de la zona media y zona posterior de la ZAM. Zona posterior de la cinetia paroral constituida por una haplocinetia (Fernández-Galiano, X 2.380).
- 29.- B. galianoi. Fase inicial de la división (Fernández-Galiano, X 1400).
- 30.- B. galianoi. Aparecen diferenciadas, en la morfogénesis las áreas A1 y A2 que corresponden a la cinetia paroral (CP) y a la ZAM, respectivamente, del opisto (Fernández-Galiano, X 1.680).
- 31.- B. galianoi. El area A2 ha progresado y aparece formada por una banda de dobles filas de cinetosomas (Fernández-Galiano, X 3.360).
- 32.- Blepharisma castellanum.- Aspecto general que muestra el macronúcleo, la región oral y la vacuola contráctil (Fernández-Galiano, Y 1.274).
- 33.- B. castellanum. Aspecto general mostrando las cinetias somáticas (Fernández-Galiano, Y 1.274).
- 34.- B. castellanum. La infraciliación somática (Fernández-Galiano, X 6.370).
- 35.- B. castellanum. Aspecto de la infraciliación y estructuras asociadas a la infraciliación en la región anterior del ciliado (Fernández-Galiano, Y 1.780).
- 36.- B. castellanum. Aspecto de la infraciliación y estructuras asociadas a la infraciliación en la región posterior del ciliado (Fernández-Galiano, Y 1.780).
- 37.- B. castellanum. Zona posterior de la región oral. Se observa la composición de la ZAM (Fernández-Galiano, Y

- 3.090).
- 33.- B. castellanum. Zona posterior de la región oral. Se observa la composición de la cinetia paroral (CP) (Fernández-Galiano, X 3.090).
- 39.- B. castellanum. Región anterior del ciliado. Se muestran los componentes mionémico-fibrilares asociados a la 7AM (ramificaciones intermembranales RIM, fibra submembranales FSM, ramificaciones membranales RM) (Fernández-Galiano, X 6.420).
- 40.- B. castellanum. Aspecto de la fibra subparoral (FSP) y de las ramificaciones subparorales (RSP) asociadas a la cinetia paroral (CP) (Fernández-Galiano, X 3.090).
- 41.- Metopus es. Aspecto general de un ejemplar visto por su cara dorsal. Se observan las bandas de pigmento y los tricocistos. (Fernández-Galiano, X 1.038).
- 42.- M. es. Aspecto general de un ejemplar visto por su cara ventral. Se observan las bandas de pigmento en la región oral (Fernández-Galiano, X 1.038).
- 43.- M. es. El lado ventral. Se observa el sistema fibrilar somático y la 7AM (Fernández-Galiano, X 1.038).
- 44.- M. es. Las membranales de la 7AM, las fibras FSM y las fibras RIM. Se observan también los mionemas somáticos que forman un enrejado (F-Galiano, X 2.023).
- 45.- Metopus striatus. La cara dorsal. Se observan las bandas de pigmento y los núcleos (F-Galiano, X 1.380).
- 46.- M. striatus.- El lado ventral. Como en la figura anterior se observa la torsión del organismo (F-Galiano, X 1.380).

- 47.- M. striatus. La ciliación somática v oral (F-Galiano, X 1.660).
- 48.- M. striatus. Detalle de los derivados ciliares somáticos (F-Galiano, X 2.560).
- 49.- M. striatus. La cinetia paroral corta (F-Galiano, X 3.800).
- 50.- M. striatus. Las membranelas v las fibras en la región oral (F-Galiano, X 3.800).
- 51.- M. striatus. Detalle de la cinetia paroral (CP) v de la fibra subparoral (FSP) con las conexiones entre esta fibra y la FSM (F-Galiano, X 5.400).
- 52.- M. striatus. Aspecto de la fibra subparoral (FSP) v sus conexiones con la cinetia paroral (CP) (F-Galiano X 5.400).
- 53.- Stentor coeruleus. Aspecto general del individuo adulto. Se muestra la ciliación somática v oral, el árbol mionémico en el polo posterior v los nodos macronucleares (F-Galiano, X 234).
- 54.- S. coeruleus. Plano mostrando los mionemas paralelos a las cinetias somáticas (F-Galiano, X 1.400).
- 55.- S. coeruleus. Detalle de las cinetias somáticas mostrando los microtubulos postciliares (mp) asociados a sus cinetosomas (Protargol, X 1.400).
- 56.- S. coeruleus. Segmento de una cinetia somática mostrando los sacos parasomales v las fibras cortas (ft) asociadas a los cinetosomas (F-Galiano, X 5.600).
- 57.- S. coeruleus. La región oral. Se observa el campo frontal v la FAM (Protargol, X 490).

- 58.- S. coeruleus. La región oral con los mismos componentes que en la figura anterior (F-Galiano, X 490).
- 59.- S. coeruleus. Detalle del embudo bucal. Se observa la torsión de la que participan la 7AM, la cinetia paroral y el campo frontal. También se muestran las fibras subadonales de Tuffrau que forman una especie de "velo" que acompaña a la 7AM (Protargol, X 490).
- 60.- S. coeruleus. Composición cinetosómica de las membranelas de la 7AM (F-Galiano, X 4.312).
- 61.- S. coeruleus. Detalle de la abertura superior del embudo bucal (Protargol, X 735).
- 62.- S. coeruleus. Aspecto de las membranelas en la abertura superior del embudo bucal (Protargol, X 2.000).
- 63.- S. coeruleus. Zona más posterior de la 7AM (Protargol X 2.390).
- 64.- S. coeruleus. Zona superior derecha del area oral. Se observan los cinetosomas del campo frontal y la cinetia paroral (CP) cuyos cinetosomas estan provistos de cortos derivados (F-Galiano, X 1.830).
- 65.- S. coeruleus. Aspecto de la zona derecha del area oral (F-Galiano, X 735).
- 66.- S. coeruleus. Los mionemas y sus bandas de contracción en la región del nie del ciliado. (F-Galiano, X 1.270).
- 67.- S. coeruleus. Aspecto del sistema mionémico somático (SMS) con los mionemas primarios somáticos (Pmys) y las ramificaciones transversales somáticas (CRs) (F-Galiano, X 585).

- 68.- S. coeruleus. Aspecto del sistema mionémico en la región oral; se observa la fibra perimembranalar (F-Galiano, X 585).
- 69 (a,b,c).- S. coeruleus. Planos sucesivos que muestran las fibras subadorales (Fa) dependientes de las membranelas de la ZAM (Protargol, X 2.870).
- 70.- S. coeruleus. Aspecto del sistema mionémico oral con: fibras submembranulares (FSM), fibra adoral (FAD), fibra subparoral (FSP), mionemas primarios (Pmv) y ramificaciones transversales (CB) (F-Galiano, X 2.740).
- 71.- S. coeruleus. Detalle de una parte del campo frontal. Se muestran las relaciones (cx) entre los mionemas primarios y los cinetosomas (F-Galiano, X 5.480).
- 72.- S. coeruleus. Aspecto de la zona situada entre el extremo anterior de las cinetias somáticas y la ZAM (Protargol, X 2.600).
- 73.- S. coeruleus. Primera fase de la división. Aparece una cinetia aislada (F-Galiano, X 2.100).
- 74.- S. coeruleus. Aspecto general del comienzo de la división (F-Galiano, X 1.050).
- 75.- S. coeruleus. Formación de un grupo de cinetosomas y cinetias cortas que es el primordio de la nueva estructura oral (F-Galiano, X 2.100).
- 76.- S. coeruleus. Se muestran las areas morfogénicas A1 y A2 (F-Galiano, X 1.000).
- 77.- S. coeruleus. Zona anterior de los primordios de la figura precedente (F-Galiano, X 2.700).

- 78.- S. coeruleus. Una fase más avanzada. Aparece bien de limitada el area A2 que esta constituida por filas sencillas de cinetosomas. El area A1 se alarga (F-Galiano, X 950).
- 79.- S. coeruleus. Extremo anterior del primordio de la figura precedente (F-Galiano, X 1.900).
- 80.- S. coeruleus. Extremo posterior del primordio de la figura 78 (F-Galiano, X 1.900).
- 81.- S. coeruleus. Los nodos macronucleares se han reunido en uno solo (F-Galiano, X 950).
- 82.- S. coeruleus. La parte anterior del primordio rodea a las cinetias somáticas contiguas que constituirán el futuro campo frontal (F-Galiano, X 800).
- 83.- S. coeruleus. El extremo posterior del area A2 se separa del extremo posterior de la futura cinetia paroral, quedando un espacio donde se desarrollará el embudo bucal (F-Galiano, X 950).
- 84.- S. coeruleus. Detalle de la región del futuro embudo bucal. Las filas de cinetias del area A2 se han dividido haciéndose dobles para constituir la estructura definitiva de las membranelas (F-Galiano, X 1.900).
- 85.- S. coeruleus. El conjunto de las areas A1 y A2 se torsiona para alcanzar la forma definitiva de la región oral. (F-Galiano, X 1.920).
- 86.- Caenomorpha medusula. Aspecto general mostrando la campana con las cinetias meridianas (CC: CC1, CC2), la espina con sus cinetias (CE), La zona perizonal (ZP) y la zona adoral (ZAM) por la cara ventral (F-Galiano, X 1275).

- 87.- C. medusula. La cara dorsal. Se observa la disposición de la zona perizonal (ZP), la zona adoral (ZAM) (F-Galiano, X 1.275).
- 88.- C. medusula. Detalle de la zona perizonal (ZP) con los cinetosomas y sus fibras anexas (F-Galiano, X 3.180).
- 89.- C. medusula. Aspecto de las cinetias de la espina (CE) con una extremidad de la paroral (CP) y de la zona adoral (ZAM). Se observan también los cilios de las cinetias de la espina (F-Galiano, X 2.800).
- 90.- C. medusula. Detalle de la estructura de las cinetias de la espina. Se ve además la fibra submembranelar (FSM) y las membranelas (m) (F-Galiano, X 7.560).
- 91.- C. medusula. Las cinetias de la campana con sus derivados fibrilares (F-Galiano, X 2.800).
- 92.- C. medusula. Aspecto de las cinetias de la campana (CC) (F-Galiano, X 4.480).
- 93.- C. medusula. Vista inferior mostrando el aspecto general de la zona adoral de membranelas (ZAM) y las disposiciones de la paroral (CP) y de la zona perizonal (ZP) (F-Galiano, X 2.160).
- 94.- C. medusula. Las membranelas (m) de la ZAM y la fibra submembranelar (FSM), vistas por la cara inferior. (F-Galiano, X 4.300).
- 95.- C. medusula. Detalle de la region oral cerca de la espi~~ra~~. Se observa la fibra submembranelar (FSM) y la fibra subparoral (FSP) (F-Galiano, X 6.400).
- 96.- C. medusula. Estructura estriada de la fibra subparo-

nal y disposición de sus fibras secundarias (→)
(P-Galiano, X 10.800).

X _____ : indica el aumento en el microscopio y la
ampliación de la copia fotográfica.

FIGURAS

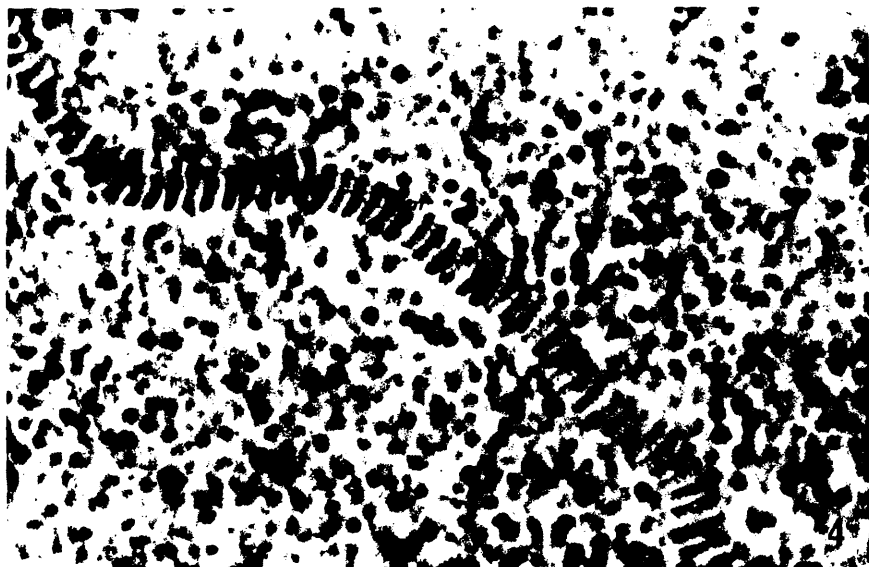
154-



1

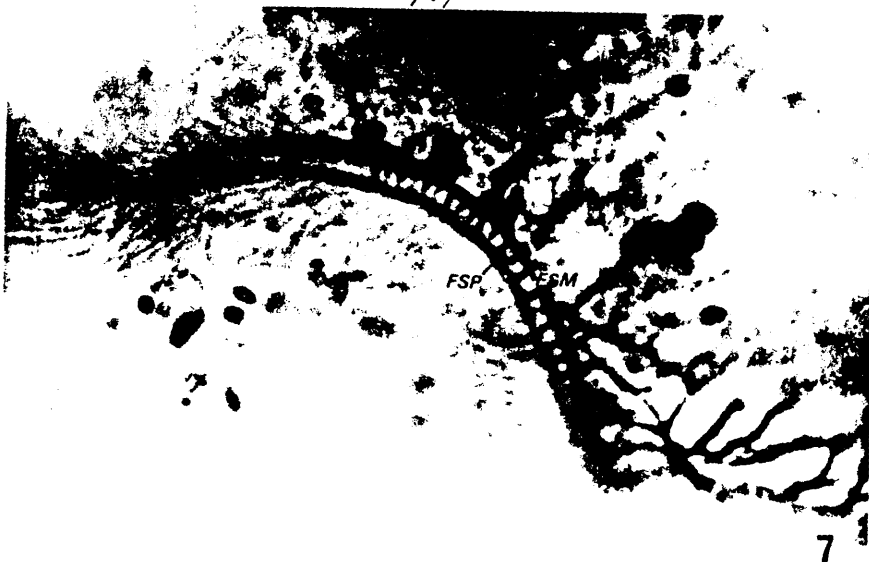


2





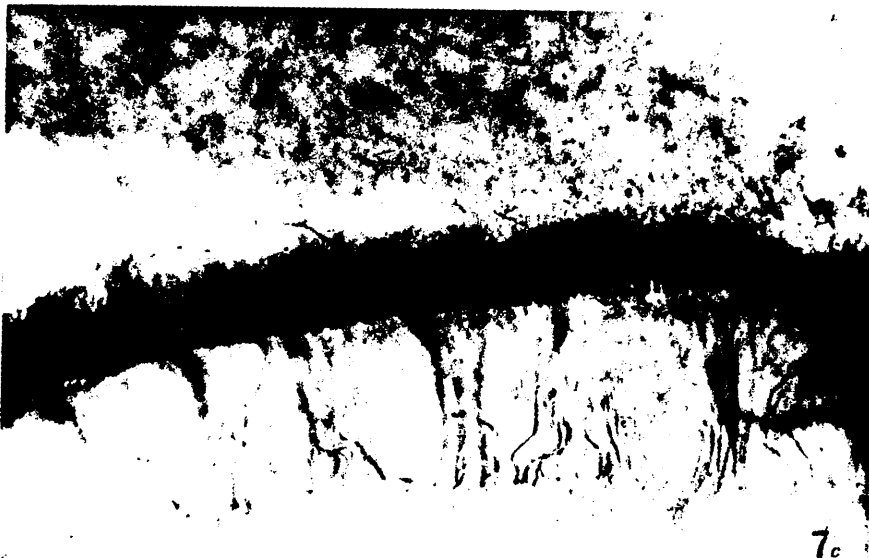
157-



158



7b



7c

159



160-



16/-

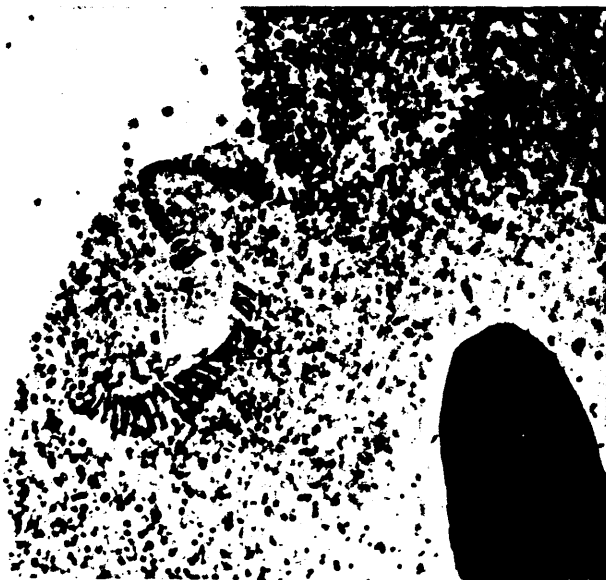


9

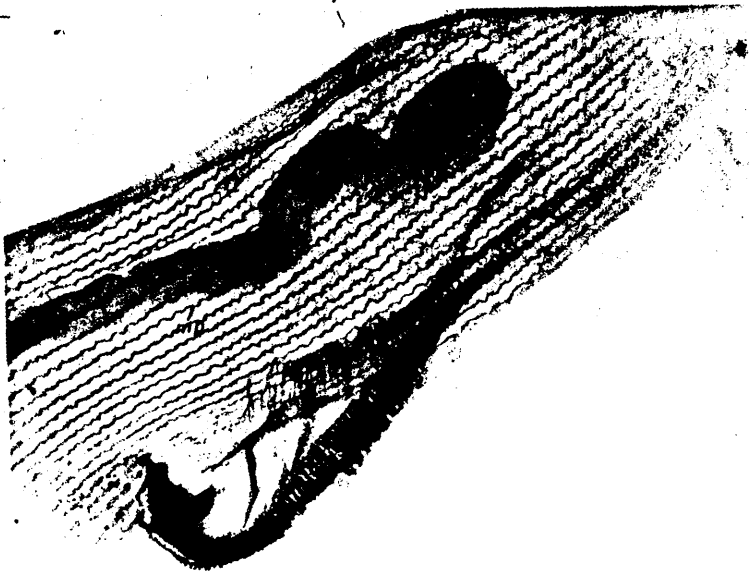


10

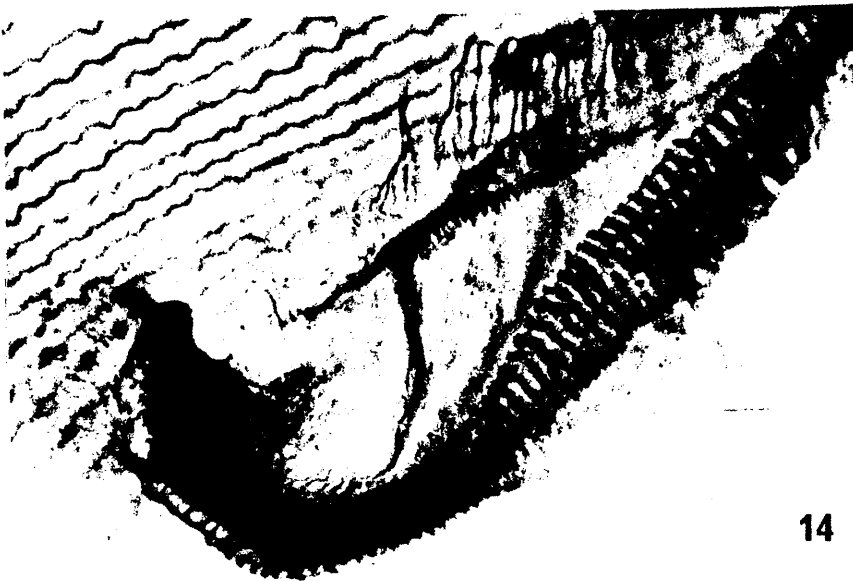
/62



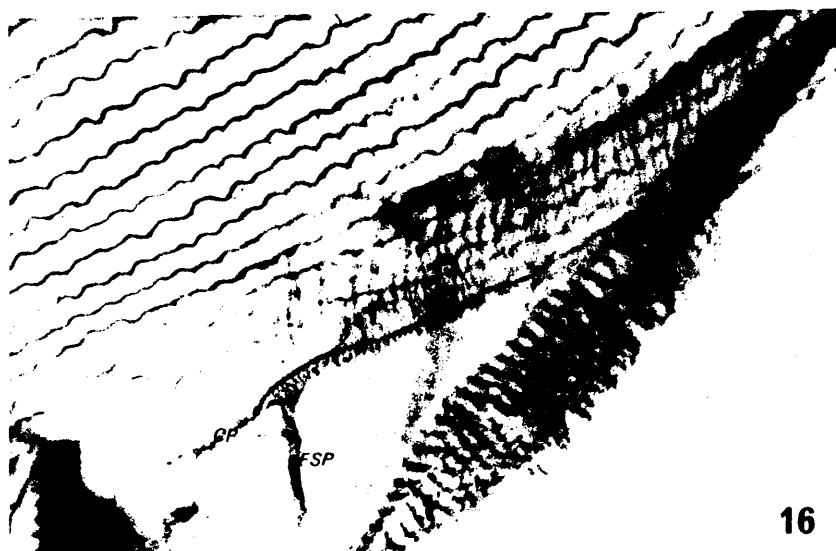
163-



13



14



165



17

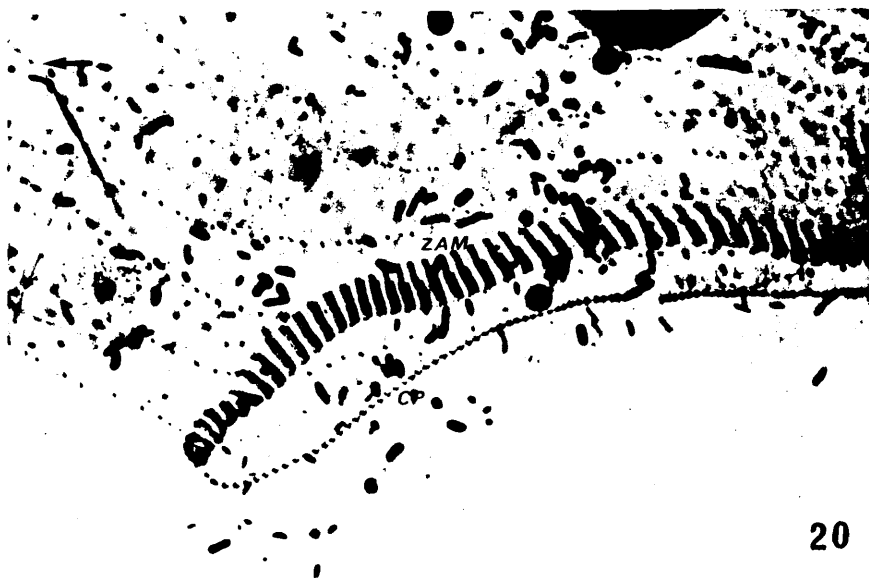


18

166-

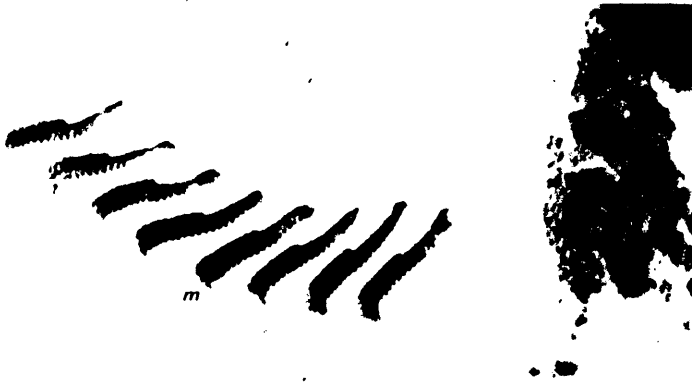


19



20

167



21



22

168-

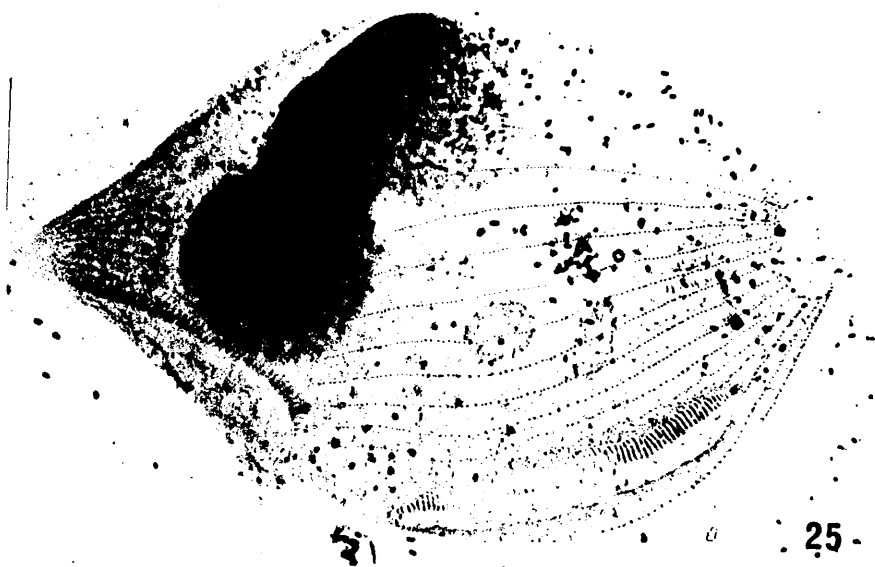


23



24

169



25

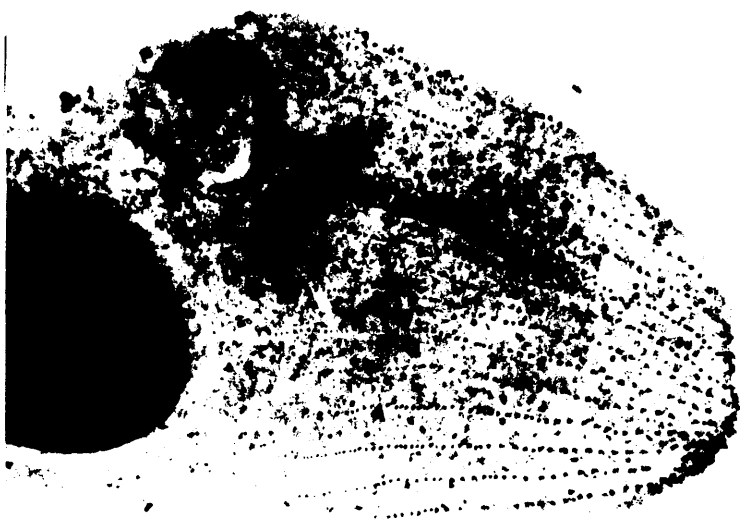


26

170



171-



29



30



31

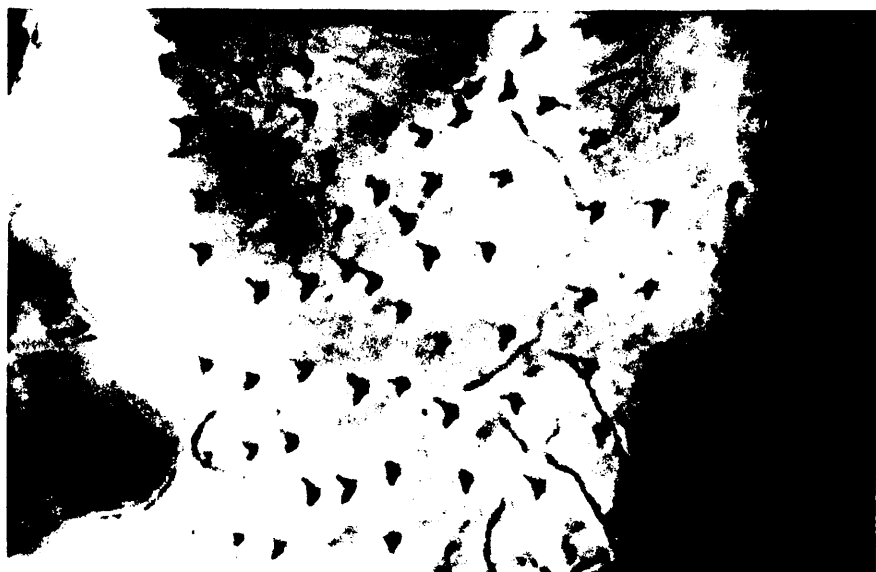


32

17g-



33





35



125-



37

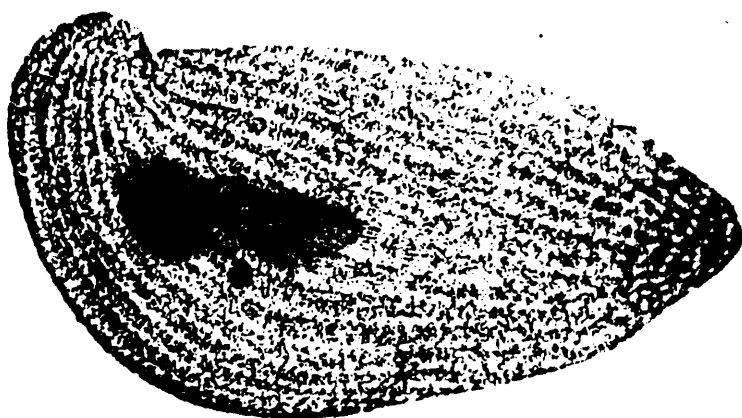


38

176-



177-



41



42

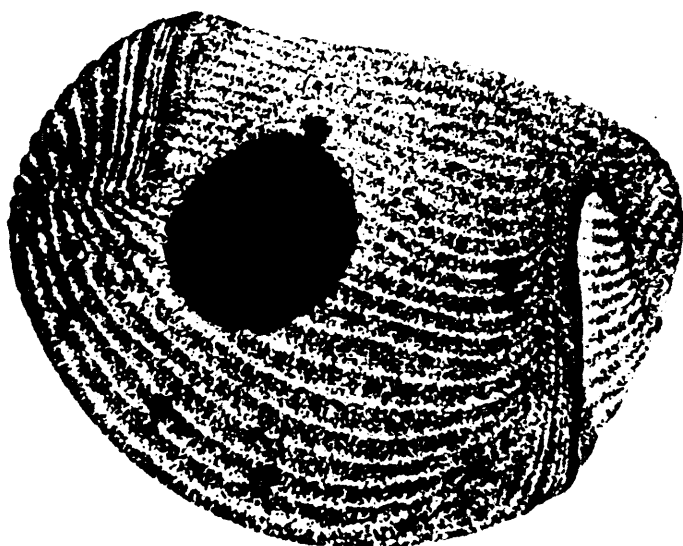
128-



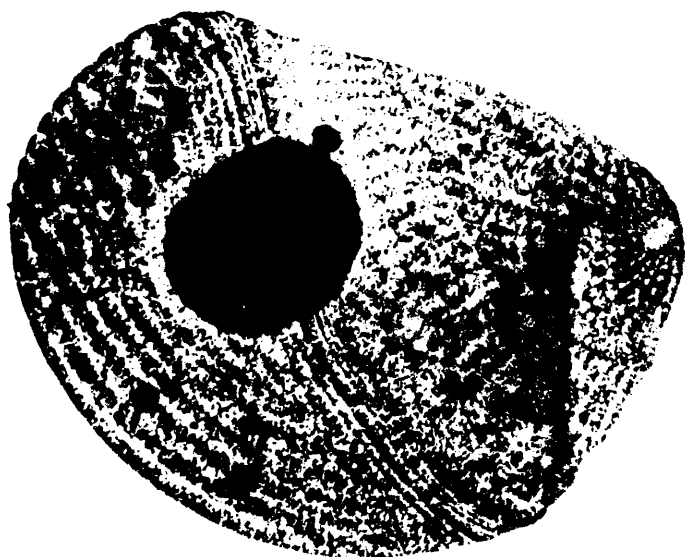
43



179



45

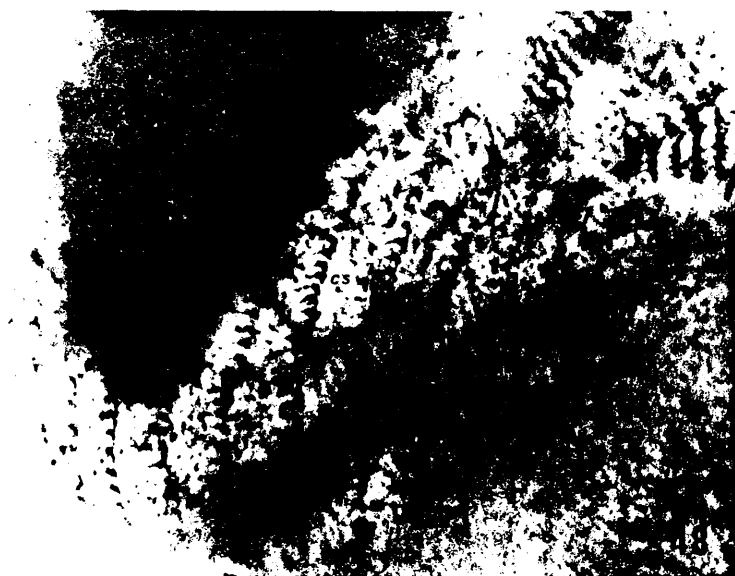


46

180-

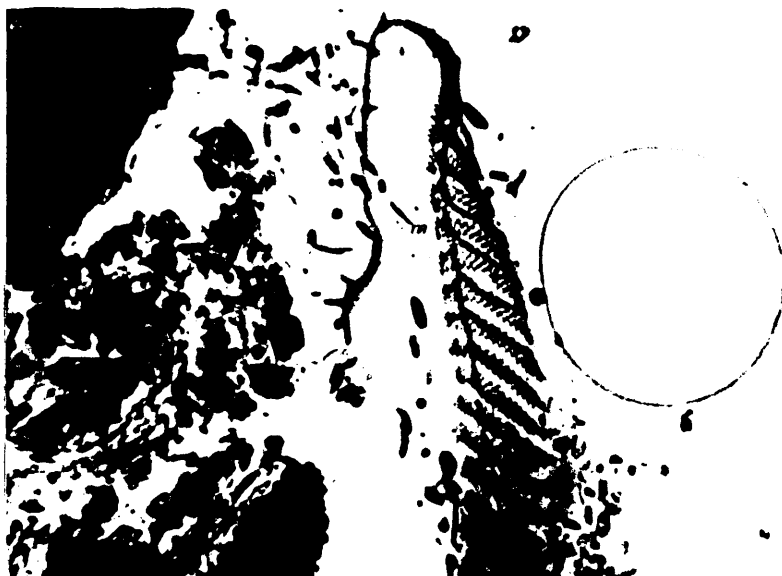


47

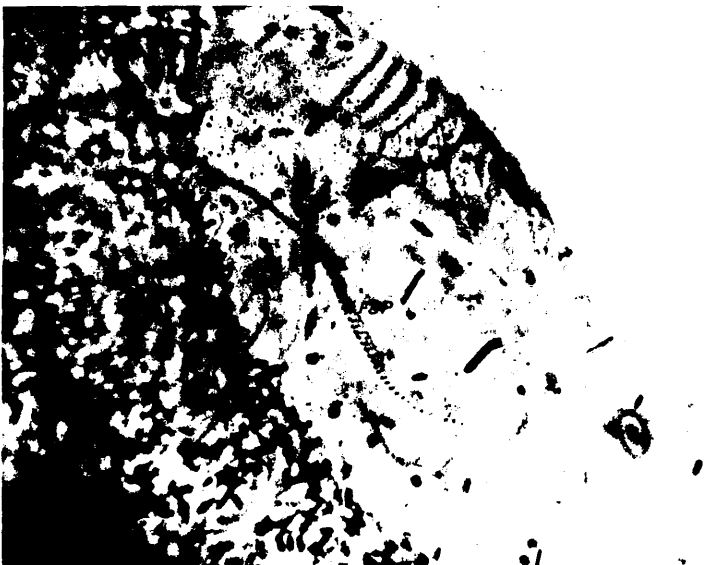




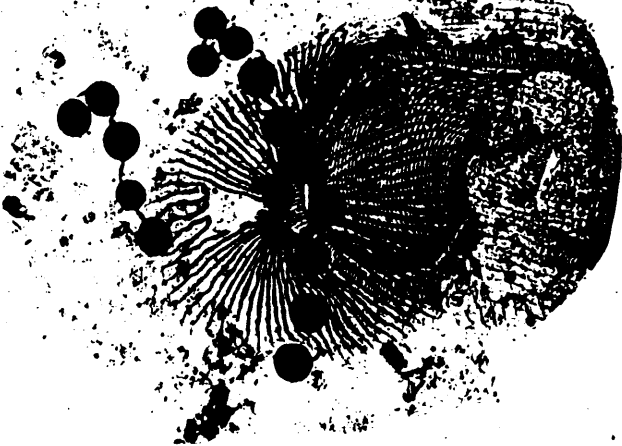
49



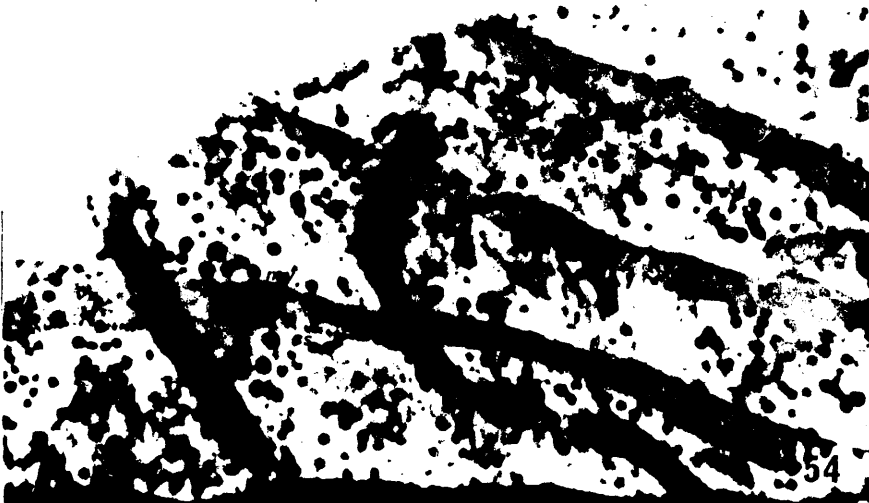
182



183-



53



54

184-



185-



186



59

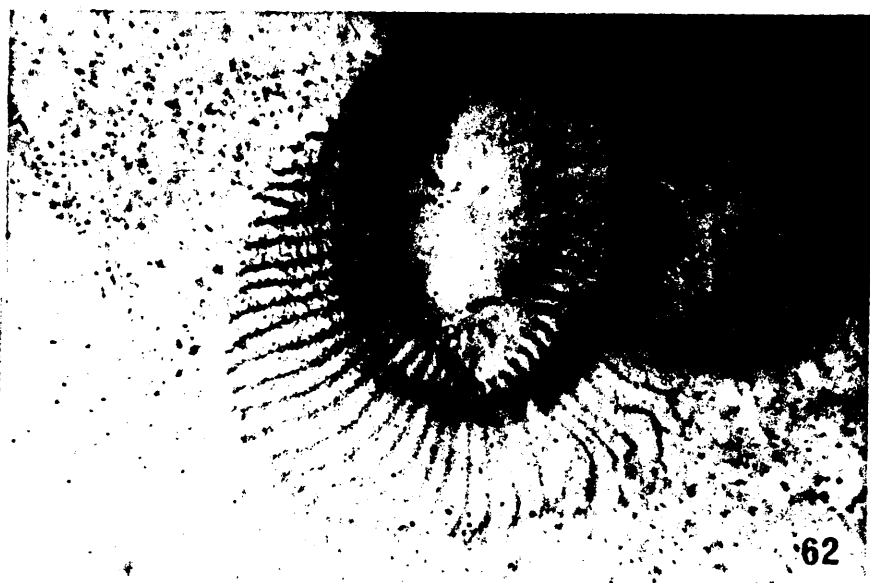


60

187



61



62

188.-



63



64

189



65

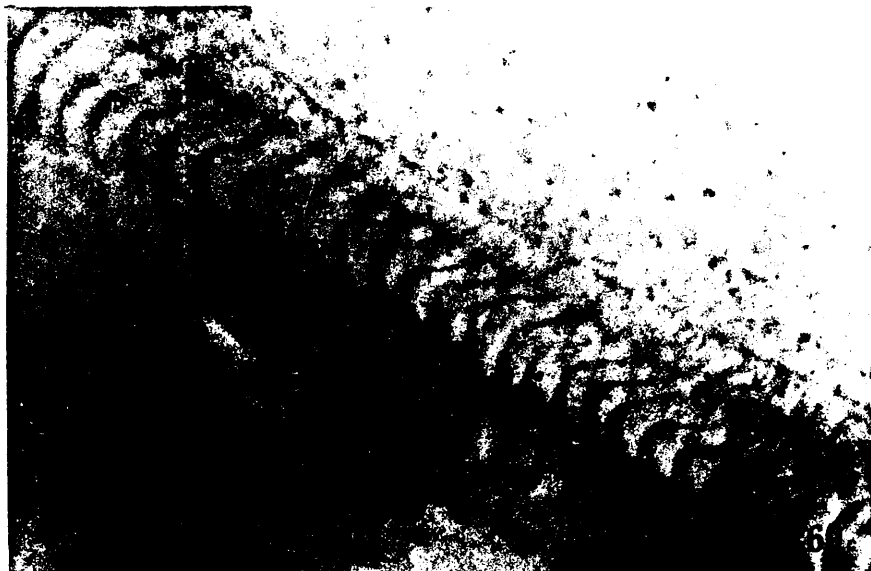




191-



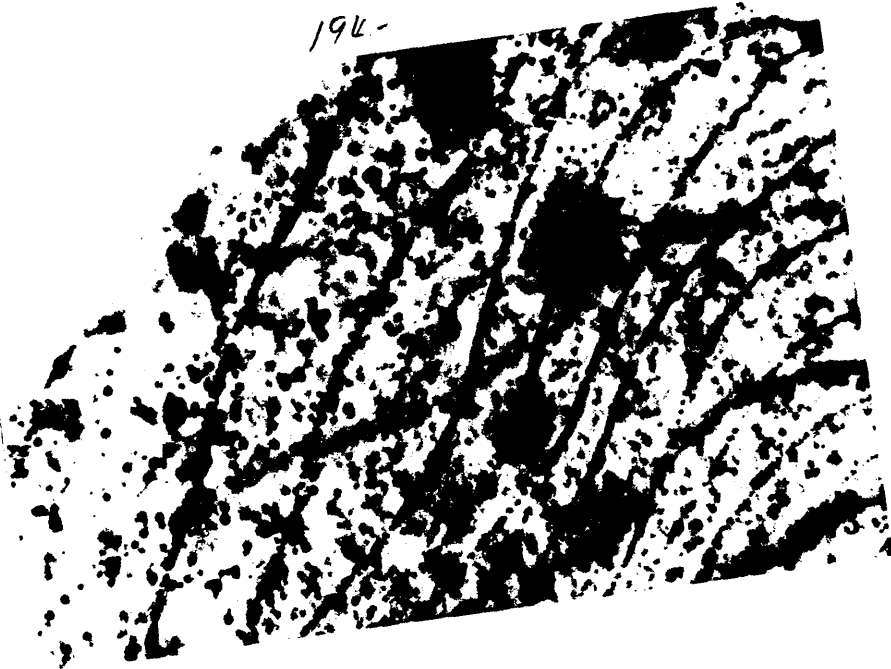
192-



193-



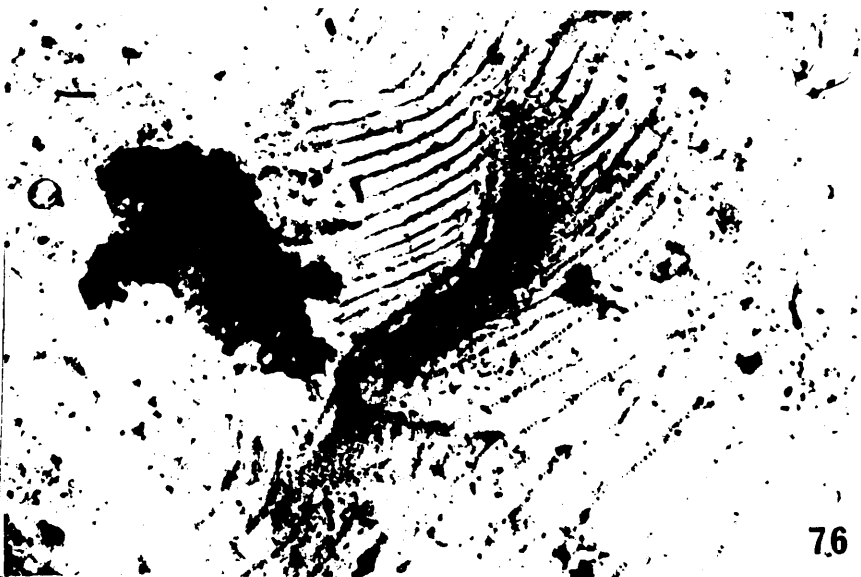
194-



195-

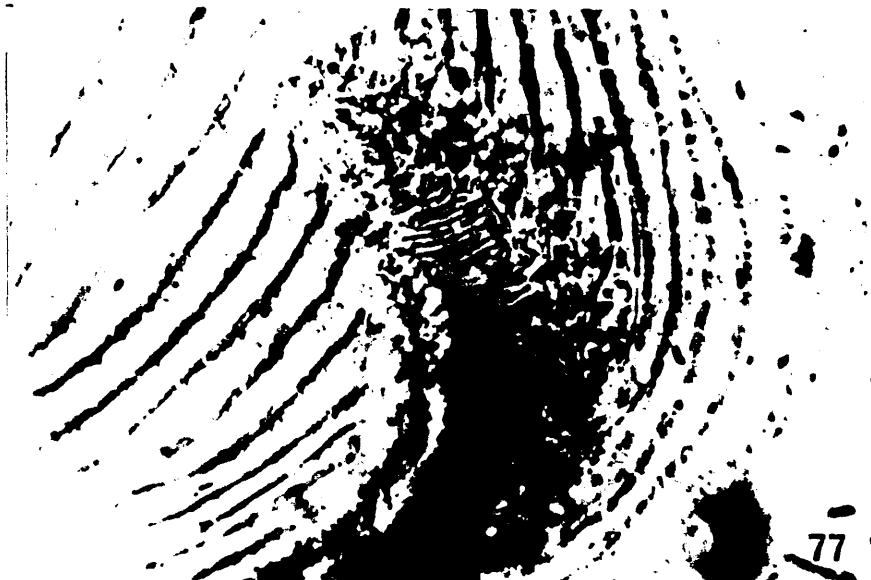


75



76

196-

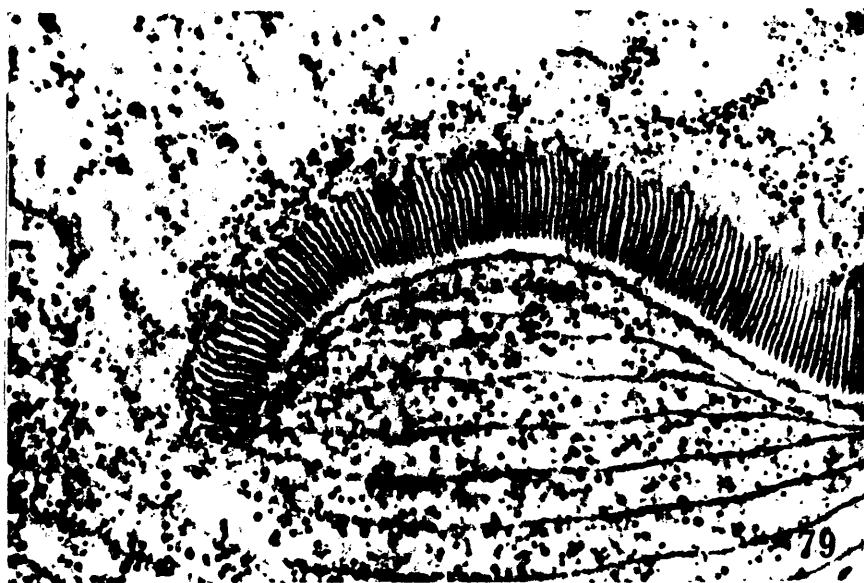


77



78

197



198.-

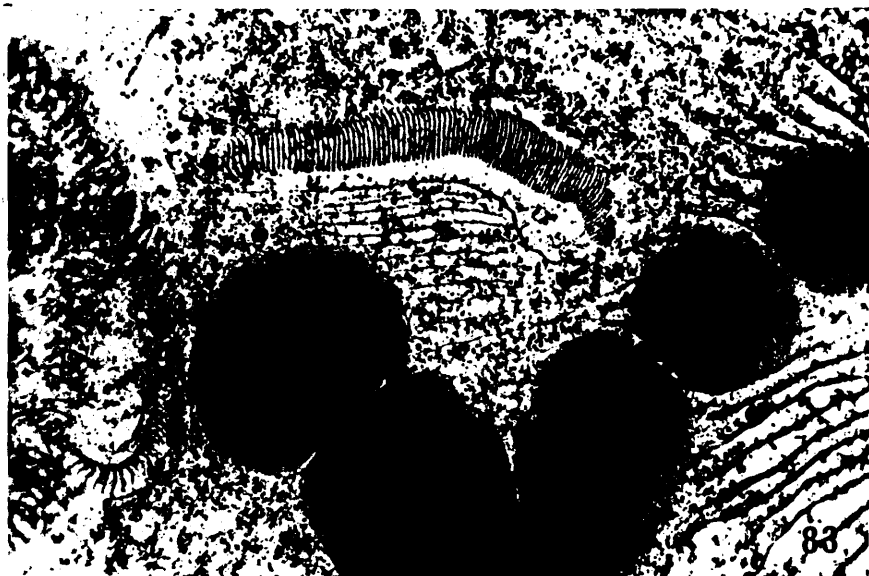


81



82

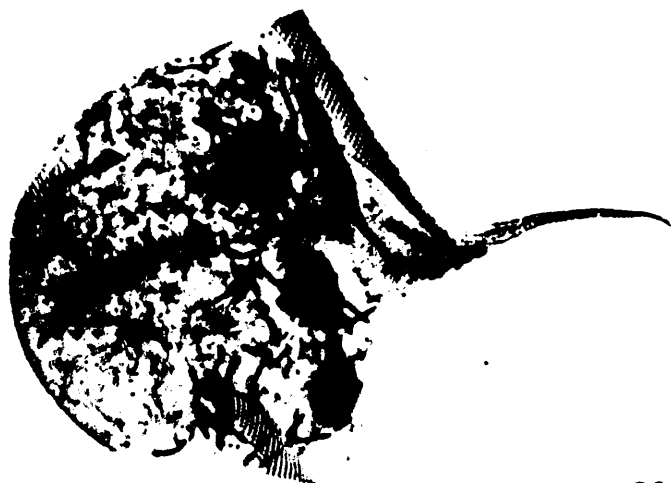
199



200.-



85



86

20/



87



88

202-

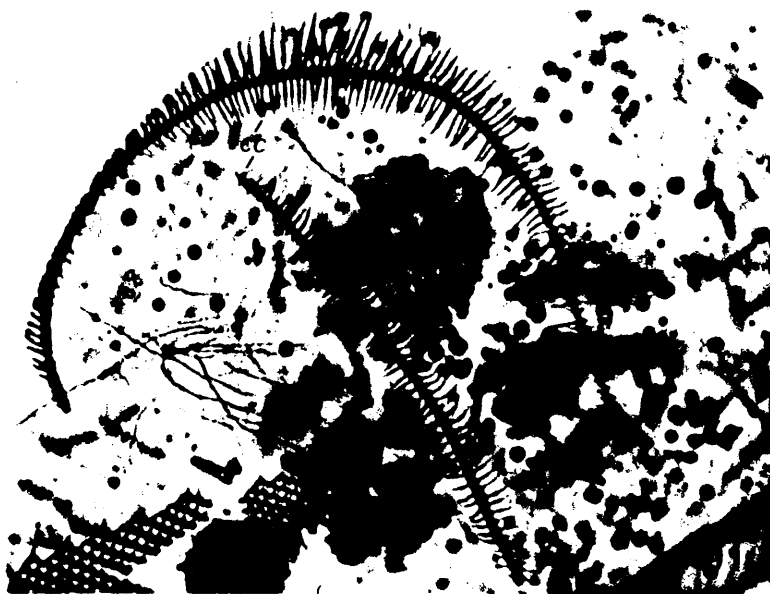


89



90

203-





93



94

